ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 83
3
МАРТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1998

УДК 581.331.2 : 561.47(113.6)

© **Н. Р. Мейер-Меликян, С. А. Афонин,**
**А. В. Гоманьков**

# УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

N. R. MEYER-MELIKYAN, S. A. AFONIN, A. V. GOMANKOV. ULTRASTRUCTURE OF POLLEN GRAINS IN SOME *PINOPSIDA* FROM PERM SEDIMENTS OF RUSSIAN PLATFORM

С помощью светового, электронных сканирующего и трансмиссионного микроскопов изучены пыльцевые зерна *Timanostrobus muravievii* и *Kungurodendron sharovii*, извлеченные из ископаемых мужских шишек, найденных в пермских отложениях Русской платформы. Выявленные различия в ультраструктуре пыльцевых зерен позволили предположить, что изученные виды относятся по крайней мере к разным семействам класса *Pinopsida*. Пыльцевые зерна *Kungurodendron* похожи по строению экзины (альвеолярная эктэкзина, ламеллятная эндэкзина) на таковые у современных хвойных (*Pinus*, *Picea*). Пыльцевые зерна рода *Timanostrobus* по строению спородермы сходны с таковыми у *Phyllocladaceae* и *Cupressaceae*.

Хвойные — самая многочисленная и наиболее распространенная группа современных голосеменных растений (примерно 550 современных видов и много ископаемых). В системе А. Л. Тахтаджяна (1986) насчитывается 17 семейств современных и ископаемых хвойных в пределах класса *Pinopsida.*

Хвойные являются одной из древних групп семенных растений. Их достоверные остатки известны из верхнекарбоновых отложений (Scott, 1974; Rothwell, 1982, и др.). Очень сложен вопрос о происхождении хвойных. Согласно гипотезе R. Florin (1951), все современные хвойные произошли от палеозойских *Lebachiaceae* (*Lebachiellaceae* по: Мейен, 1987; *Walchiaceae* по: Clement-Westerhof, 1987) через *Voltziaceae*, однако позже Florin (1954, 1958) исключил происхождение *Taxaceae* от лебахиевых и выделил их в отдельный класс. Группа в целом чрезвычайно гетерогенна и недостаточно изучена. Ключ к пониманию проблем систематики и филогении лежит в детальном изучении ископаемого материала, так как подавляющее большинство таксонов голосеменных растений, в том числе и хвойных, известно по ископаемым остаткам (Alvin, 1982; Clement-Westerhof, 1987, и др.).

Настоящее исследование посвящено изучению ископаемых оболочек пыльцевых зерен хвойных, описанных С. В. Мейеном и отнесенных им к семейству лебахиеловых (Мейен, 1987, 1992). Изучение оболочек пыльцевых зерен как структур довольно консервативных, сохраняющих характерные черты порядка, семейства, нередко рода и даже вида, представляется весьма важным для решения вопросов систематики и филогении растений, а также спорово-пыльцевого анализа. Ультраструктура спородермы пыльцевых зерен как современных, так и ископаемых хвойных в настоящее время описана в ряде работ (Мейер, Бернард, 1971, 1973; Мейер, Филина, 1978; Мейер, 1980а, б; Pocknall, 1981a, b; Taylor, Taylor, 1987; Kurmann, 1992, и др.), позволяющих сопоставить вновь полученный палиноморфологический материал с изученными группами хвойных.

## Материал и методика

Исследованные нами пыльцевые зерна были извлечены из ископаемых мужских шишек *Kungurodendron sharovii* S. V. Meyen и *Timanostrobus muravievii* S. V. Meyen, обнаруженных в пермских отложениях Русской платформы.

*Kungurodendron sharovii* найден А. Г. Шаровым в 1960 г. на левом берегу р. Сылвы непосредственно ниже впадения р. Чекарды, в отложениях иреньского горизонта кунгурского яруса нижней перми (обр. № 3737/176). *Timanostrobus muravievii* обнаружил М. Г. Миних в 1971 г. в отложениях нижнеказанского подъяруса верхней перми, по правому берегу р. Выми, в 1.7 км ниже р. Коин (обр. № 4100/193-1). Образцы хранятся в лаборатории палеофлористики Геологического института РАН (Москва).

Материал для палиноморфологических исследований был подготовлен следующим образом. Кусочки фитолеймы с отпечатков микростробилов мацерировали по стандартной методике в смеси Шульце (азотная кислота + бертолетова соль) с последующей обработкой аммиаком. Выделенные таким образом пыльцевые зерна изучали с помощью светового (СМ), электронного сканирующего (СЭМ) и электронного трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов. Для исследования поверхности спородермы с помощью СЭМ пыльцевые зерна помещали в каплю воды на желатиновый слой фиксированной фотопленки (по мере высыхания воды они прочно приклеивались к пленке), далее кусочки фотопленки с образцами приклеивали на металлический столик. Затем образцы напыляли в тлеющем разряде платиной.

Для изучения внутренней структуры спородермы с помощью ТЭМ с целью увеличения контрастности изображения пыльцевые зерна предварительно выдерживали в 1 %-ном растворе четырехокиси осмия в темноте при комнатной температуре в течение 1 ч, далее промывали дистиллированной водой несколько раз и обезвоживали в серии спиртов восходящей концентрации (20—50—70 %), проводили дополнительное контрастирование в спиртовом растворе (70 %) уранилацетата при комнатной температуре в течение 40 мин. Перед заливкой в эпоксидную смолу материал трижды выдерживали в 100 %-ном ацетоне. Блоки, содержащие пыльцевые зерна, выдерживали 1 сут при комнатной температуре для лучшего проникновения смолы между скульптурными и текстурными элементами экзины, а затем выдерживали 1 нед. в термостате при температуре 40 °С до полной их полимеризации. Срезы пыльцы делали на ультратоме LKB-3 и далее проводили их контрастирование реактивом Рейнольдса (Уикли, 1975).

Для сравнения пыльцевых зерен *Kungurodendron sharovii* и *Timanostrobus muravievii* с современными видами хвойных были изучены следующие виды.

*Picea abies* (L.) Karst. Хвойный лес севернее агробиологической станции Московского государственного университета (МГУ) «Чашниково». 1971—1973 гг. Н. Мейер, В. Бернард (гербарный экземпляр на кафедре высших растений МГУ).

*Abies alba* Mill. Батумский ботанический сад, Нижний парк, N 2071. 1971 г. Н. Р. Мейер.

*Keteleeria fortunei* (Murr.) Carr. Батумский ботанический сад, Восточноазиатский отдел, N 16016. 1971 г. Н. Р. Мейер.

*Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don. Батумский ботанический сад, Нижний парк, N 8. 1971 г. Н. Р. Мейер.

*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. Батумский ботанический сад, Нижний парк, N 126. 1971 г. Н. Р. Мейер.

*Cupressus sempervirens* L. Батумский ботанический сад, 1970 г. Н. Р. Мейер (гербарный экземпляр на кафедре высших растений МГУ).

*Thuja orientalis* L. Батумский ботанический сад, Нижний парк, N 101. 1970 г. Н. Р. Мейер.

*Podocarpus hallii* Kirk. Батумский ботанический сад, отдел «Новая Зеландия» 1971—1973 гг. Н. Р. Мейер (гербарный экземпляр на кафедре высших растений МГУ).

## Результаты

### *Timanostrobus muravievii*

Пыльцевые зерна 40—50 мкм в диам., округлые или слегка билатерально-симметричные. Большинство их деформировано, степень деформированности неодинакова, многие лодочковидно сложены (табл. I, *5*, *6*), но иногда встречаются пыльцевые зерна естественной округлой формы (табл. I, *2*).

Поверхность пыльцевых зерен при рассматривании в СМ кажется мелкоточечной, почти гладкой, но с помощью СЭМ выявляются различия в скульптуре проксимальной и дистальной их сторон.

Необходимо отметить, что в пределах одного пыльцевого зерна скульптурные элементы варьируют по размерам, очертаниям, плотности распределения по поверхности. На проксимальной стороне имеются мелкие ямки и бугорки. Форма ямок — от округлой, неправильно треугольной до вытянутой; размеры ямок — 0.1—0.3 мкм в диам., до 0.6 мкм в дл. Иногда ямки сливаются между собой (табл. I, *4*; II, *3*). Бугорки различаются по форме, плотности распределения по поверхности, размерам (0.3—0.8 мкм), что также является характерной чертой скульптуры изученных пыльцевых зерен. Зачастую бугорки сливаются, при этом образуются более массивные, разнообразные по форме скульптурные элементы (табл. I, *4*). Местами на поверхности встречается отчетливо сетчатая скульптура (табл. II, *3*), ячеи примерно одинаковы по очертанию (в основном многоугольники) и размерам (0.8 мкм в диам., длина стенок ячей — 0.6 мкм, ширина — 0.3 мкм). Не исключено, что в этих местах отсутствует верхний слой экзины (покров) и ячеистая скульптура представляет собой обнаженную структуру.

В процессе фоссилизации борозда чаще всего оказывается вогнутой, ее поверхность складчато-сетчатая, складки также различны по высоте и длине (табл. I, *3*, *5*), при этом на поверхности сохраняются бугорки различной формы, а также ямки, различающиеся по размерам и форме (от округлых до неправильно треугольных).

Ультраструктура спородермы, исследованная с помощью ТЭМ, на проксимальной и дистальной сторонах пыльцевого зерна также различна. В ископаемом состоянии из слоев спородермы обычно сохраняются содержащие спорополленин экзина и перина. У исследованных пыльцевых зерен выявлена только экзина, четко делящаяся на эктэкзину (наружный слой) и эндэкзину (внутренний слой). На проксимальной стороне оболочка в среднем 1.0 мкм толщ., а эктэкзина 0.5 мкм толщ. (половина толщины экзины). По структуре эктэкзина альвеолярно-гранулярная, покровная; большинство альвеол расположено в средней и нижней частях эктэкзины. Верхняя часть эктэкзины — покров — 0.1 мкм толщ. (что составляет четверть толщины эктэкзины), он в основном гомогенный, лишь с немногочисленными маленькими полостями и канальцами (табл. I, *1*; II, *1*). По направлению к дистальному полюсу эктэкзина плавно утончается, полостей (альвеол) становится меньше, и они не такие крупные, как в центральной части проксимальной стороны. На дистальной стороне эктэкзина очень тонкая, на срезах иногда видны неровности, которые соответствуют складкам дистальной стороны (табл. I, *3*; II, *1*).

Эндэкзина ламеллятная. На проксимальной стороне ее толщина в среднем 0.5 мкм (половина от общей толщины оболочки). На дистальной стороне эндэкзина несколько толще, в среднем 0.7 мкм.

Таким образом, суммируя данные, полученные с помощью СЭМ и ТЭМ, можно говорить о разнообразной скульптуре в пределах одного пыльцевого зерна и о том, что дистальная сторона пыльцевых зерен *Timanostrobus muravievii* представляет собой более эластичную структуру и, по-видимому, при жизни могла значительно растягиваться, позволяя развиваться мужскому гаметофиту в пределах оболочки микроспоры, и выполнять функцию гармомегата. Вероятно, прорастание пыльцевых зерен происходило с дистальной стороны. По-видимому, в тургорном состоянии изученные пыльцевые зерна имели шарообразную форму с одной широкой бороздой, неустоявшейся, весьма примитивной скульптурой поверхности, плотной эктэкзиной, с небольшим числом альвеол и многослойной ламеллятной эндэкзиной. Такой несовершенный тип строения оболочек пыльцевых зерен свидетельствует о крайней примитивности и древности изученного вида.

### *Kungurodendron sharovii*

Пыльцевые зерна 40—50 мкм в диам., округлые, почти шаровидные. По-видимому, в процессе высыхания борозда, имеющая более тонкую эктэкзину, втягивалась внутрь, в результате чего все фоссилизированные пыльцевые зерна представляют собой полусферы с вогнутой внутрь бороздой, по краям которой иногда располагаются воздушные полости (рис. 1).

Скульптура поверхности сетчатая. Ячеи сети варьируют по форме (круглые, овальные тупотреугольные, ромбовидные) и размерам (0.4—2.0 мкм в диам.); стенки сети (перегородки) также различаются по длине (0.3—2.0 мкм) и ширине (0.2—0.4 мкм). Поверхность перегородок разнобугорчатая (табл. III, *2*). По мере приближения к дистальному полюсу внутренний диаметр ячей постепенно уменьшается, и поверхность пыльцевого зерна становится мелкоямчатой (табл. III, *3*, *4*). В целом рисунок поверхности довольно закономерный (табл. III, *5*), что является признаком относительной специализации. Исследования с помощью ТЭМ позволили выявить следующие детали строения оболочки пыльцевого зерна (рис. 2, *7*): экзина двуслойная, эктэкзина альвеолярная непокровная; на дистальной стороне ее толщина около 2 мкм, на проксимальной стороне пыльцевого зерна эктэкзина примерно в 1.5—2.0 раза толще эндэкзины. Эктэкзина дистальной стороны пыльцевого зерна в 3—4 раза тоньше эктэкзины проксимальной стороны. Эндэкзина ламеллятная, на проксимальной стороне около 1.3 мкм толщ. (1/3 толщины всей оболочки), а на дистальной стороне — 1.1 мкм толщ. (табл. III, *1*).

В некоторых местах в районе экватора пыльцевого зерна наблюдается расслоение эндэкзины, так что некоторые верхние ламеллы отделяются от нижних вместе с элементами эктэкзины, и внутри эндэкзины образуются воздушные полости, имеющие небольшой объем (табл. II, *2*). Иногда эти полости бывают видны и в световой микроскоп (Мейен, 1986: табл. 3; фиг. 35, 42). Очевидно, они представляют собой артефакты, связанные с захоронением.

Таким образом, пыльцевые зерна *Kungurodendron sharovii* имели одну крупную борозду, четкую закономерную ячеистую скульптуру поверхности, для них характерна альвеолярная, содержащая много свободных от спорополленина полостей эктэкзина. Такое строение экзины способствовало, по-видимому, изменению объема содержимого пыльцевого зерна как в процессе его развития, так и в ответ на изменение внешних условий, что является весьма прогрессивным.

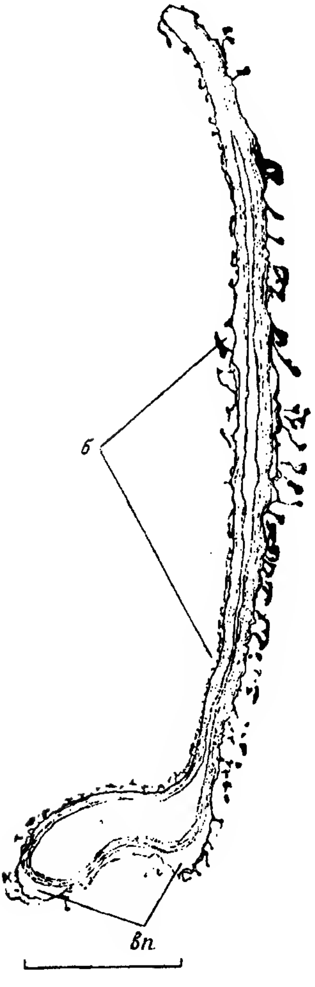


Рис. 1. Реконструкция среза пыльцевого зерна *Kungurodendron sharovii* по фотографии на ТЭМ.

*б* — борозда, *вп* — воздушная полость. Масштабная линейка — 10 мкм.

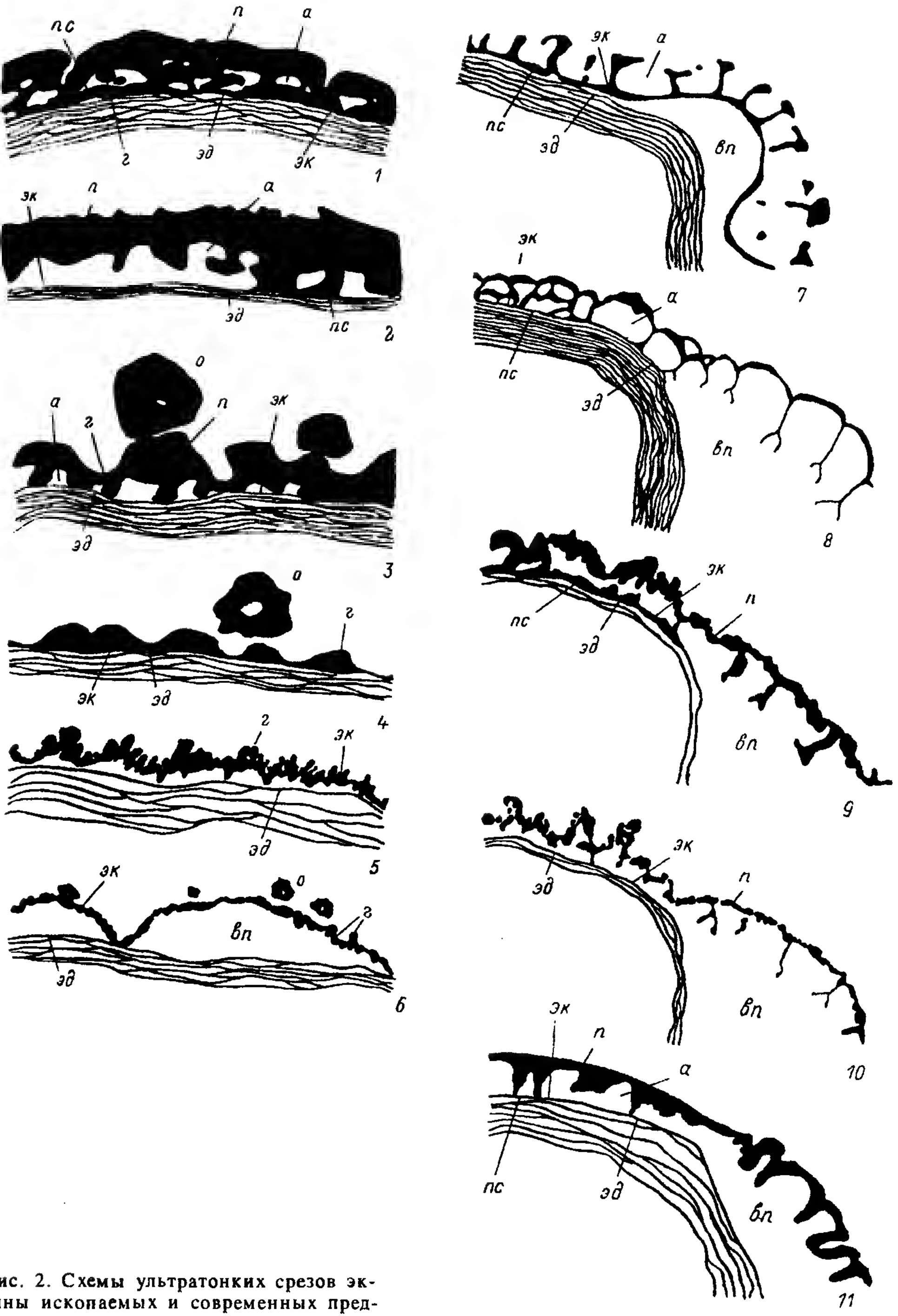


Рис. 2. Схемы ультратонких срезов экзины ископаемых и современных представителей класса *Pinopsida*.

*1* — *Timanostrobus muravievii*, *2* — *Phyllocladus alpinus* (по: Pocknall, 1981a), *3* — *Cupressus sempervirens*, *4* — *Thuja orientalis*, *5* — *Cunninghamia lanceolata*, *6* — *Cryptomeria japonica*, *7* — *Kungurodendron sharovii*, *8* — *Picea abies*, *9* — *Keteleeria fortunei*, *10* — *Abies alba*, *11* — *Podocarpus hallii*. *а* — альвеола, *вп* — воздушная полость, *г* — гранула, *о* — орбикула, *п* — покров, *пс* — подстилающий слой, *эд* — эндэкзина, *эк* — эктэкзина.

Определение возможного систематического положения ископаемых растений на основании строения их пыльцевых зерен возможно при сопоставлении с ультраструктурой пыльцы современных растений. Нами было исследовано ультратонкое строение спородермы основных групп современных хвойных растений. Спородерма *Cupressus sempervirens* имеет альвеолярно-гранулярную эктэкзину со сплошным покровом и без подстилающего слоя (рис. 2, *3*); у *Thuja orientalis* гранулярная эктэкзина лишена покрова и подстилающего слоя (рис. 2, *4*); экзина пыльцевых зерен *Cunninghamia lanceolata* гранулярная (рис. 2, *5*); у *Cryptomeria japonica* имеется тонкая гранулярная эктэкзина, не дифференцированная на слои, образующая многочисленные воздушные полости (рис. 2, *6*). Для *Picea abies* характерна ячеистая эктэкзина с подстилающим слоем (рис. 2, *8*). Экзина *Keteleeria fortunei* ячеисто-гранулярная с покровом и подстилающим слоем (рис. 2, *9*). Характерным признаком спородермы *Abies alba* представляется гранулярно-ячеистая эктэкзина с покровом и без подстилающего слоя (рис. 2, *10*). Ячеисто-столбиковая эктэкзина с тонким подстилающим слоем имеется у *Podocarpus hallii* (рис. 2, *11*). Пыльцевые зерна *Phyllocladus alpinus* (Pocknall, 1981a) имеют альвеолярно-гранулярную эктэкзину со сплошным покровом и подстилающим слоем (рис. 2, *2*). Таким образом, имея общий тип строения эндэкзины, пыльцевые зерна хвойных различаются по ультраструктуре эктэкзины.

## Обсуждение

По строению экзины (и прежде всего четко выраженной многоламеллятной эндэкзины) изученные нами пыльцевые зерна безусловно принадлежат голосеменным растениям (Van Campo, Lugardon, 1971); альвеолярная или альвеолярно-гранулярная эктэкзина у *Kungurodendron* и *Timanostrobus* соответственно позволяет отнести их к классу *Pinopsida* (рис. 2).

По данным С. В. Мейена (1986, 1987), роды *Kungurodendron* и *Timanostrobus* (последний род автор считает более примитивным, что подтверждено и результатами настоящего исследования) близки к роду *Walchia* (сем. *Walchiaceae* Schimper, 1870, или *Lebachiaceae* Florin, 1938). Пыльцевые зерна *Walchia piniformis* Sternberg имеют воздушный мешок, окружающий все тело пыльцевого зерна, за исключением борозды (Florin, 1938—1945; Rothwell, 1982). От изученных вальхиевых исследованные нами пыльцевые зерна отличаются тем, что проксимальная щель у них полностью или значительно редуцирована, а кольцевидный воздушный мешок не выражен. Таким образом, палиноморфологические исследования не подтверждают правильность отнесения изученных нами родов к вальхиевым. У изученных пыльцевых зерен имеются существенные различия в ультраструктуре и ультраскульптуре экзины. Так, скульптура поверхности *Timanostrobus muravievii* разная в пределах одного пыльцевого зерна; местами она разнобугорчатая, сетчатая или складчатая, в основном же мелкоямчатая. У *Kungurodendron sharovii* четкая крупноячеистая скульптура однотипна по всей проксимальной поверхности пыльцевого зерна. К краю борозды размеры ячей уменьшаются, а дно борозды мелкоямчатое, местами бугорчатое.

Таким образом, роды *Timanostrobus* и *Kungurodendron* имеют принципиально различное строение оболочек пыльцевых зерен и по этому признаку вполне могут быть отнесены по крайней мере к разным семействам класса *Pinopsida*. Пыльцевые зерна рода *Kungurodendron* несколько сходны с таковыми современных хвойных, таких как *Pinus*, *Picea*, *Abies*, обладающих рыхлой ячеистой эктэкзиной (рис. 2, *8*, *10*). Однако в отличие от пыльцы современных хвойных изученные пыльцевые зерна имеют иное строение эктэкзины. Так, если для современных хвойных характерен почти сплошной покров, объединяющий все структурные элементы, а подстилающий слой не всегда развит и полностью отсутствует в области воздушных мешков, то ячеи эктэкзины *Kungurodendron sharovii* располагаются на сплошном подстилающем слое, покров при этом практически отсутствует (рис. 2). Пыльца *Timanostrobus muravievii* характеризуется большим числом примитивных признаков (неустоявшаяся разнородная скульптура поверхности, плотная, почти гомогенная эктэкзина), что свидетельствует о древности изученного вида. Следует также вспомнить и указанное С. В. Мейеном (1987, 1992) примитивное строение женских репродуктивных органов *Timanostrobus*. По внутреннему строению эктэкзины (гранулярно-альвеолярная) и внешней морфологии (дистальная сторона функционирует как гармомегат) пыльцевые зерна *Timanostrobus* напоминают таковые современных *Phyllocladaceae* (Pocknall, 1981b) и в некоторой степени *Cupressaceae* (Pocknall, 1981c) (рис. 2, *3*, *4*).

Настоящее исследование выполнено при поддержке Международного научного фонда и Правительства России (MG-6300).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Мейен С. В.* Пермские хвойные западной Ангариды. М., 1986. 142 с.

*Мейен С. В.* Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

*Мейен С. В.* Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М., 1992. 174 с.

*Мейер Н. Р.* Основные направления эволюции спородермы семенных растений // Палинология в СССР. М., 1980а. С. 38—40.

*Мейер Н. Р.* Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980б. С. 86—92.

*Мейер Н. Р., Бернард В. В.* О развитии оболочек пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L. // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. 1971. № 6. С. 49—53.

*Мейер Н. Р., Бернард В. В.* Электронно-микроскопические исследования формирования пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., 1973. С. 21—24.

*Мейер Н. Р., Филина Н. И.* Ультраструктура оболочек пыльцевых зерен семенных растений // Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Рига, 1978. С. 170—171.

*Тахтаджян А. Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—143.

*Уикли Б.* Электронная микроскопия для начинающих. М., 1975. 314 с.

*Alvin K. L.* *Cheiroleoidiaceae*: biology, structure and palaeoecology // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 37. P. 71—98.

*Clement-Westerhof J. A.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VII. The *Majonicaceae*, a new family of Late Permian conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. Vol. 52. P. 375—402.

*Florin R.* Die Koniferen des Obercarbons und des Unteren Perms // Palaeontographica B. 1938—1945. Bd 85. S. 1—729.

*Florin R.* Evolution in cordaites and conifers // Acta Horti Bergiani. 1951. Vol. 15. P. 285—388.

*Florin R.* The female reproductive organs of conifers and taxads // Biol. Rev. 1954. Vol. 29. P. 367—389.

*Florin R.* On Jurassic taxads and conifers from northwestern Europe and eastern Greenland // Acta Horti Bergiani. 1958. Vol. 17. P. 257—402.

*Kurmann M. H.* Exine stratification in extant gymnosperms: a review of published transmission electron micrographs // Kew Bull. 1992. Vol. 47. N 1. P. 25—39.

*Pocknall D. T.* Pollen morphology of the New Zealand species of *Dacrydium* Solander, *Podocarpus* L'Hertier, and *Dacrycarpus* Endlicher (*Podocarpaceae*) // New Zealand J. Bot. 1981a. Vol. 19. N 1. P. 67—95.

*Pocknall D. T.* Pollen morphology of *Phyllocladus* L. C. et A. Rich // New Zealand J. Bot. 1981b. Vol. 19. N 2. P. 259—266.

*Pocknall D. T.* Pollen morphology of the New Zealand species of *Libocedrus* Endlicher (*Cupressaceae*) and *Agathis* Salisbury (*Araucariaceae*) // Там же. 1981c. P. 267—272.

*Rothwell G. W.* New interpretation of the earliest conifers // Rev. Palaeobot. Palynol. 1982. Vol. 37. P. 7—28.

*Scott A. C.* The earliest conifer // Nature. 1974. Vol. 251. P. 707—708.

*Taylor T. N., Taylor E. L.* The ultrastructure of fossil gymnosperm pollen // Bull. Soc. Bot. France—Actuel Bot. 1987. Vol. 134. P. 121—140.

*Van Campo M., Lugardon B.* Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes // Pollen and Spores. 1973. Vol. 15. P. 171—187.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Геологический институт РАН
Москва

Получено 7 II 1996

## SUMMARY

Pollen grains isolated from the male cones of *Timanostrobus muravievii* S. V. Meyen and *Kungurodendron sharovii* S. V. Meyen from Perm deposits of Russian Platform were studied using light, scanning and transmission electron microscopes. Differences in sporoderm structure let us to suggest that *Timanostrobus* and *Kungurodendron* belong to different families of *Pinopsida.* Pollen grains of *Kungurodendron* are similar to those of conifers, such as *Pinus* and *Picea* by sporoderm organization (alveolate ectexine, lamellated endexine). Pollen grains of *Timanostrobus* are similar in sporoderm organization to those of extant *Phyllocladaceae* and *Cupressaceae*.

УДК 581.321.3 : 582.992

© О. П. Камелина, Н. А. Жинкина

# К ЭМБРИОЛОГИИ *OSTROWSKIA MAGNIFICA* (*CAMPANULACEAE*) СЕМЯПОЧКА И СЕМЯ

O. P. KAMELINA, N. A. ZHINKINA. ON THE EMBRYOLOGY OF *OSTROWSKIA MAGNIFICA* (*CAMPANULACEAE*). THE OVULE AND SEED

Исследования женских эмбриональных структур, развития эндосперма и зародыша у *Ostrowskia magnifica* дополнили характеристику и позволили провести сравнительно-эмбриологический анализ признаков этого рода и других изученных ранее представителей сем. *Campanulaceae*. Выявлены как сходные, так и отличительные, индивидуальные признаки, многие из которых являются примитивными: массивный связник в пыльнике; массивные интегумент, халаза и гипостаза в семяпочке; наличие плацентоидов и надсвязника в пыльнике; сильно развитая проводящая система в связнике и семяпочке и др. Описана новая Ostrowskia-вариация тубифлорального типа развития эндосперма. Определена Papaver-вариация Solanad-типа развития зародыша. Сделано заключение об обособленности и древности рода *Ostrowskia* в системе *Campanulaceae*.

Продолжено эмбриологическое исследование замечательного представителя сем. *Campanulaceae*, обладающего самыми крупными цветками и высокими стеблями, — высокодекоративного растения островскии величественной *Ostrowskia magnifica* Regel. Распространенный в горах Средней Азии и Северного Афганистана, этот вид приурочен к горным лесам на высотах от 900 до 2200 м над ур. м., является реликтом и эндемиком и представляет монотипный род, занимающий в системе колокольчиковых обособленное положение. Такое своеобразие *O. magnifica* привлекало внимание многих исследователей, которые отмечали наличие черт древности у этого вида.

В ранее опубликованной статье приведены результаты подробного исследования мужских эмбриональных структур *O. magnifica* (Камелина, Жинкина, 1989). Настоящая работа содержит подробные описания женских эмбриональных структур, эндосперма и зародыша *O. magnifica*, признаки которых использовались ранее в сравнительно-эмбриологическом анализе (Камелина, 1991) и частично отражены в диссертационной работе Н. А. Жинкиной (1995).

## Материал и методика

Материал для исследования собирали в местах естественного произрастания *Ostrowskia magnifica* — в горных лесах Таджикистана и Узбекистана в 1980, 1985—1987 гг. (подробное описание материала опубликовано ранее: Камелина, Жинкина, 1989). Бутоны и завязи разной величины фиксировали смесью FAA. Обрабатывали по общепринятой методике. Постоянные препараты окрашивали тройной окраской (по: Камелина и др., 1992). Рисунки и микрофотографии выполняли с помощью микроскопов Ergaval и Universal фирмы Цейс.

## Результаты исследования

**Завязь** у *O. magnifica* нижняя, 5—9 (чаще 6)-гнездная (камерная), причем, как правило, число гнезд совпадает с числом зубцов чашечки, долей венчика, тычинок и лопастей рыльца.

**Семяпочки** в завязи многочисленные (свыше 500), располагаются на плацентах, число которых совпадает с числом гнезд (рис. 1, *1*). Плацентация угловая. На ранних стадиях развития поверхность плаценты гладкая, клетки ее эпидермиса и субэпидермиса с более плотной цитоплазмой, чем клетки нижележащих слоев, меристематические. Подобно тому, как это подробно описано при исследовании *Azorina vidalii* (Wats.) Feer. (Шамров, Жинкина, 1994), в эпидермисе клетки делятся только в антиклинальном направлении, в то время как в субэпидермисе наряду с антиклинальными наблюдаются и периклинальные деления в отдельных клетках. Это и есть начало формирования примордиев (бугорков) семяпочек (рис. 1, *1*). В меристематическом бугорке, как правило в его центре, под эпидермисом дифференцируется археспориальная клетка, отличающаяся от других клеток более крупными размерами, плотностью цитоплазмы и величиной ядра (рис. 1, *2*). С обеих сторон от археспориальной различаются клетки-инициали латеральной зоны нуцеллуса, под археспориальной клеткой можно различить инициальные клетки базальной зоны нуцеллуса и гипостазы (рис. 1, *2*). Археспориальная клетка увеличивается в размерах и преобразуется в мегаспороцит. Одновременно начинаются закладка интегумента и поворот семяпочки в анатропное положение (рис. 1, *3*).

Нуцеллус семяпочки развит слабо, не массивный. Мегаспороцит, тетрада мегаспор, а затем микропилярная часть зародышевого мешка примерно до начала второго митоза ядер в нем окружены только эпидермисом нуцеллуса, который постепенно дезинтегрирует, так что сформированный и зрелый зародышевый мешок микропилярной и центральной частями примыкает непосредственно к интегументу. Ни париетальная ткань, ни нуцеллярный колпачок не формируются. В халазальной области эпидермис нуцеллуса некоторое время сохраняется и входит в состав нуцеллярной колонки, которая формируется до и во время мегаспорогенеза (рис. 1, *4*, *5*). Инициали латеральной зоны нуцеллуса формируют однослойное полукольцо, входящее в состав колонки, что приводит к небольшой асимметрии нуцеллуса. Инициали базальной зоны нуцеллуса формируют немногослойную ткань, также входящую в состав колонки в ее центральной части. Нуцеллярная колонка окружает антиподы и расположена под зародышевым мешком (рис. 1, *6*). Клетки всех слоев нуцеллярной колонки дифференцированы одинаково, имеют удлиненную форму, гомогенную цитоплазму и тонкие оболочки, граничат с гипостазой, выполняя роль проводниковой ткани, доставляющей питательные вещества к зародышевому мешку (рис. 1, *6*, *7*). Дезинтеграция нуцеллярной колонки происходит после оплодотворения.

Интегумент в семяпочке *O. magnifica* один, эпидермального происхождения (рис. 1, *3*). На стадии зрелого зародышевого мешка интегумент состоит из 14—16 слоев, в районе микропиле сужаясь до 9—10 слоев, со стороны рафе семяпочка более массивна, до 25 слоев клеток. Наружный эпидермис состоит из вытянутых клеток с незначительно утолщенной наружной оболочкой. Внутренний эпидермис интегумента дифференцируется в интегументальный тапетум, но не по всей длине зародышевого мешка, а с верхней границей на уровне апикальной части яйцеклетки и нижней — на уровне границы нуцеллуса. Он имеет крупные, с плотной цитоплазмой и большими ядрами клетки, обращенные к зародышевому мешку, наружные тангенциальные стенки которых кутинизированы (рис. 1, *6*). Интегументальный тапетум сохраняется продолжительное время, четко отличаясь от остальных тканей семяпочки, окружая развивающийся эндосперм (см. таблицу-вклейку, *3*, *4*). На более поздних стадиях развития эндосперма и зародыша клетки интегументального тапетума постепенно уплощаются и дегенерируют. В клетках интегумента на стадии зрелого зародышевого мешка наблюдается большое количество пластид с зернами крахмала.

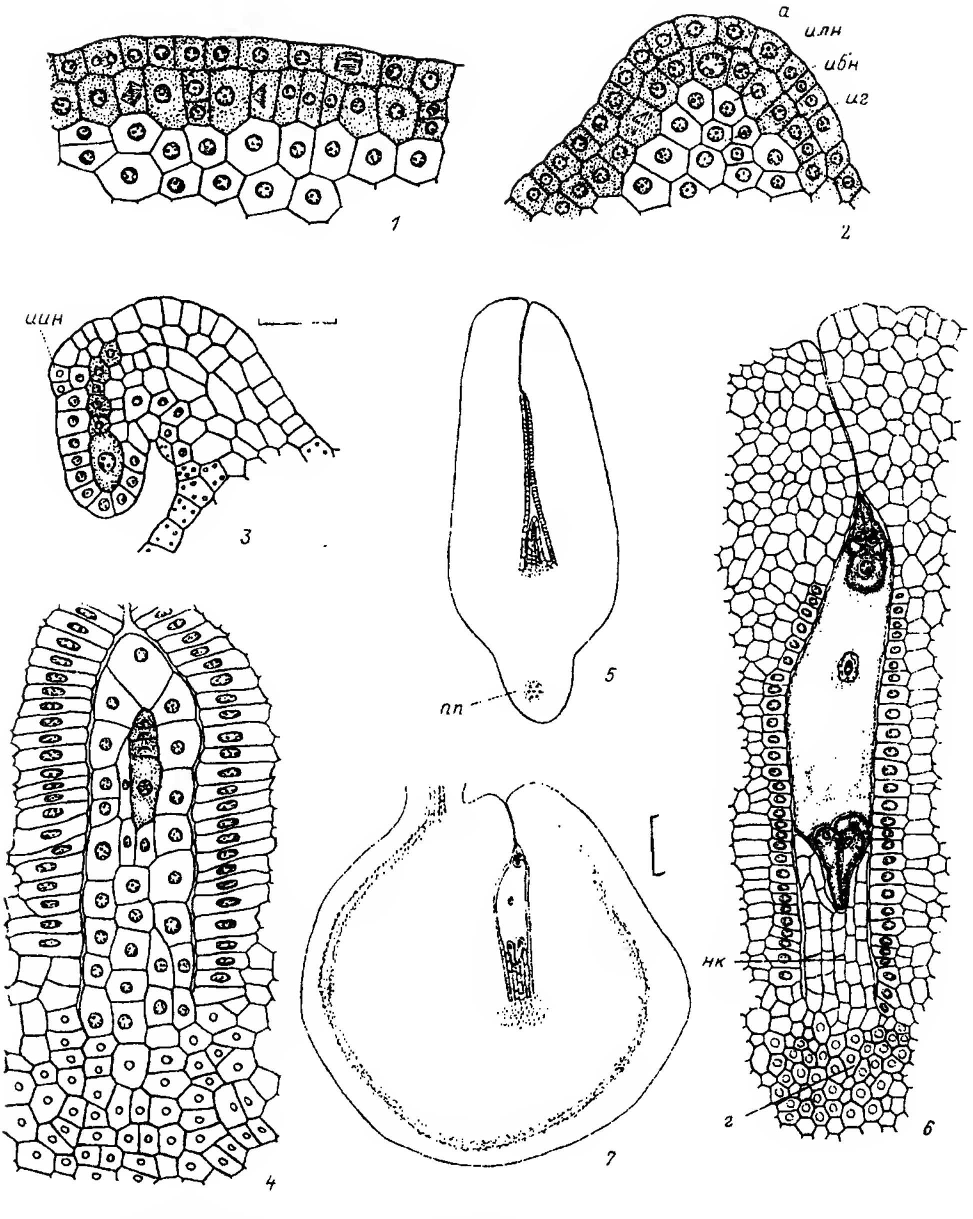


Рис. 1. Развитие женских эмбриональных структур у *Ostrowskia magnifica*.

*1* — участок плаценты, в субэпидермисе отдельные клетки делятся периклинально; *2* — бугорок, начальная стадия развития семяпочки с археспориальной клеткой; *3* — семяпочка с мегаспороцитом; *4*, *5* — тетрада мегаспор в нуцеллусе (*4*) и схема семяпочки на этой стадии (*5*); *6*, *7* — зрелый зародышевый мешок (*6*) и схема сформированной семяпочки (*7*). *5* — билатеральный, *7* — дорсивентральный продольные срезы. *а* — археспорий, *г* — гипостаза, *ибн* — инициаль базальной части нуцеллуса, *иг* — инициали гипостазы, *иин* — инициали интегумента, *илн* — инициали латеральной части нуцеллуса, *нк* — нуцеллярная колонка, *пп* — проводящий пучок. Масштабные линейки: *1*—*4*, *6* — 0.02 мм; *5*, *7* — 0.2 мм.

В процессе развития семени интегумент постепенно разрушается, причем со стороны антирафе до 2, а со стороны рафе, где формируется крыло, — до 10—12 слоев.

Гипостаза дифференцируется под нуцеллярной колонкой и халазальной границей интегументального тапетума. Она состоит из 6—7 рядов некрупных клеток с довольно плотной цитоплазмой, одним ядром и утолщенными оболочками полисахаридной природы (рис. 1, *6*, *7*). С началом развития халазального гаустория эндосперма, который активно проникает в ткани халазы, гипостаза разрушается и в зрелом семени не представлена (рис. 2, *13*; см. таблицу-вклейку, *6*).

Халаза в семяпочке *O. magnifica* довольно массивная, состоит из более чем 25 слоев клеток и занимает значительную часть семяпочки (рис. 1, *5*, *7*; см. таблицу-вклейку, *3*), участвует в формировании крыла семени (рис. 2, *13*).

Фуникулус короткий и не массивный; срастаясь с большей частью интегумента с одной стороны, что является характерным для анатропных семяпочек, формирует рафе.

Микропиле узкое, слегка изогнутое, сформировано некрупными клетками внутреннего эпидермиса интегумента, недлинное (рис. 1, *5*—*7*).

Проводящая система семяпочки хорошо развита. На ранних стадиях из плаценты в фуникулус и далее входит прокамбиальный тяж, который с развитием семяпочки преобразуется в многослойный пучок с дифференцированными в нем элементами ксилемы, представленными сосудами со спиральными утолщениями. Проводящий пучок проходит под субэпидермисом семяпочки со стороны рафе, заходит в халазу и, огибая ее, входит в интегумент, заканчиваясь со стороны антирафе, немного не доходя до микропиле (рис. 1, *7*).

Семяпочка анатропная, не совсем симметричная из-за различий в числе слоев со стороны рафе и антирафе (рис. 1, *7*; 2, *3*). Эта асимметрия сохраняется на всем протяжении развития семени, так как со стороны рафе формируется тонкое крыло за счет незначительного разрастания клеток 10—12 наружных (под проводящим пучком) слоев (рис. 2, *6*, *13*). В созревающем семени эти клетки имеют лигнифицированные оболочки и незначительное количество цитоплазмы, которая исчезает к полному созреванию семени.

Характерной особенностью в развитии семяпочки *O. magnifica*, которую удалось наблюдать, является значительное различие во времени и темпах формирования соматических и спорогенных тканей и структур. Так, например, на стадии мегаспороцита, вступающего в мейоз, в семяпочке уже достаточно многослойный почти сформированный интегумент с дифференцированным интегументальным тапетумом и почти сомкнутым микропиле, четко выраженная гипостаза, многослойная халаза и проводящий пучок (правда, еще без элементов ксилемы), а нуцеллус в это время занимает совсем незначительный объем семяпочки и состоит из эпидермиса и тонкой, немногослойной колонки под мегаспороцитом. То же наблюдается и к концу мейоза, на стадии тетрады мегаспор (рис. 1, *4*, *5*).

**Археспорий** одноклеточный. Археспориальная клетка непосредственно преобразуется в мегаспороцит без отделения париетальной клетки (рис. 1, *3*). Мегаспорогенез завершается формированием линейной тетрады мегаспор, функционирующей из которых становится халазальная мегаспора; остальные постепенно дегенерируют (рис. 1, *4*).

**Зародышевый мешок** моноспорический, развивается по Polygonum-типу. Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный. В процессе созревания он значительно увеличивается в размерах (как и сама семяпочка), происходит дифференциация его элементов. Зрелый зародышевый мешок веретеновидный, с зауженными концами. Яйцевой аппарат представлен тремя грушевидными клетками: более крупной яйцеклеткой и двумя синергидами с крючковидными выростами на латеральных сторонах. Нитчатый аппарат в них не выражен. Вакуолизация клеток типична. Антиподальный аппарат строением, расположением ядер в клетках и их вакуолизацией напоминает яйцевой (рис. 1, *6*), но средняя клетка антипод меньше яйцеклетки. Синергиды и антиподы дегенерируют после оплодотворения. Центральная клетка крупная, пронизана тяжами цитоплазмы, с большими вакуолями. Полярные ядра сливаются до оплодотворения, и лопастное ядро центральной клетки располагается в ее верхней трети. В цитоплазме центральной клетки и яйцеклетки отмечено наличие гранул полисахаридной природы (темно-синяя окраска алциановым синим).

**Оплодотворение** порогамное, двойное. Пыльцевая трубка продолжительное время сохраняется в микропиле (рис. 2, *1—4*; см. таблицу-вклейку, *3*, *4*).

**Эндосперм.** Развитие эндосперма опережает развитие зародыша. Деление первичного ядра эндосперма происходит на уровне верхней трети зародышевого мешка с заложением поперечной перегородки, образуются первичная микропилярная и первичная халазальная клетки. Следует отметить, что характерной чертой в развитии центральной клетки зародышевого мешка является разрастание ее микропилярной, не ограниченной интегументальным тапетумом части, которая приобретает гаусториальный характер, внедряясь в интегумент уже в момент оплодотворения и после него, еще до первого деления ядра. Незначительное разрастание халазального конца первичной клетки эндосперма также наблюдается в это же время. Первичная микропилярная клетка, по размерам меньшая из двух образовавшихся, непосредственно становится микропилярным гаусторием эндосперма. Причем микропилярный гаусторий занимает пространство и в пределах интегументального тапетума (его верхней границы), и за его пределами, активно внедряясь в ткани интегумента по направлению к проводящему пучку и микропиле (рис. 2, *1—4*; см. таблицу-вклейку, *3*). Первичная халазальная клетка делится продольно на две клетки, которые, делясь поперечно, образуют инициальные клетки собственно эндосперма и халазального гаустория. Последний активно разрушает прилегающие ткани (в первую очередь нуцеллярную колонку) и внедряется в ткани халазы, выходя за пределы интегументального тапетума (см. таблицу-вклейку, *3*). Следует отметить, что продольная перегородка в первичной халазальной клетке закладывалась неполная и в халазальном конце доходит только до уровня интегументального тапетума, не простираясь в разросшуюся гаусториальную часть клетки (рис. 2, *2*, *4*, *5*). В микропилярном гаустории ядро делится, образуя двуядерный ценоцит, ядра которого повышают свою плоидность по мере развития семени. Ядра в двуклеточном халазальном гаустории эндосперма располагаются в халазальной части клеток, они не делятся, но значительно увеличиваются в размерах и также становятся полиплоидными (рис. 2, *7*). Перегородка между клетками разрушается, а ядра либо объединяются в крупное неправильной формы полиплоидное ядро, которое располагается на уровне конца интегументального тапетума, либо остаются расположенными близко друг к другу. Халазальный гаусторий, таким образом, становится фактически вторично одноклеточным (рис. 2, *8*; см. таблицу-вклейку, *7*).

Инициальные клетки собственно эндосперма делятся продольно, причем перегородка закладывается перпендикулярно первой, а затем проходит целый ряд поперечных делений, в результате которых почти весь объем значительно удлинившейся центральной клетки, ограниченной интегументальным тапетумом, заполняется эндоспермом, так что и на билатеральном, и на дорсивентральном срезах семяпочки эндосперм представлен двумя рядами (рис. 2, *1—3*; см. таблицу-вклейку, *4*). В халазальной и микропилярной частях эндосперма, в двух клетках, граничащих с гаусториями, проходят продольные деления, формирующие несколько удлиненных и более тонких клеток эндосперма. Причем в халазальной части это происходит на более ранних стадиях, чем в микропилярной (рис. 2, *4*, *5*). Однако типичной «шейки» эндосперма не образуется ни с одной стороны. В дальнейшем в собственно эндосперме деления проходят интенсивно в разных направлениях, в результате чего формируется массивный эндосперм. Характерной особенностью в развитии эндосперма, наблюдаемой на ранних стадиях развития зародыша, когда эндосперм уже довольно массивен, является разнокачественность его клеток. Наряду с мелкими, с довольно плотной цитоплазмой присутствуют крупные, превышающие в несколько раз по размерам вакуолизированные клетки, причем располагаться они могут в разных

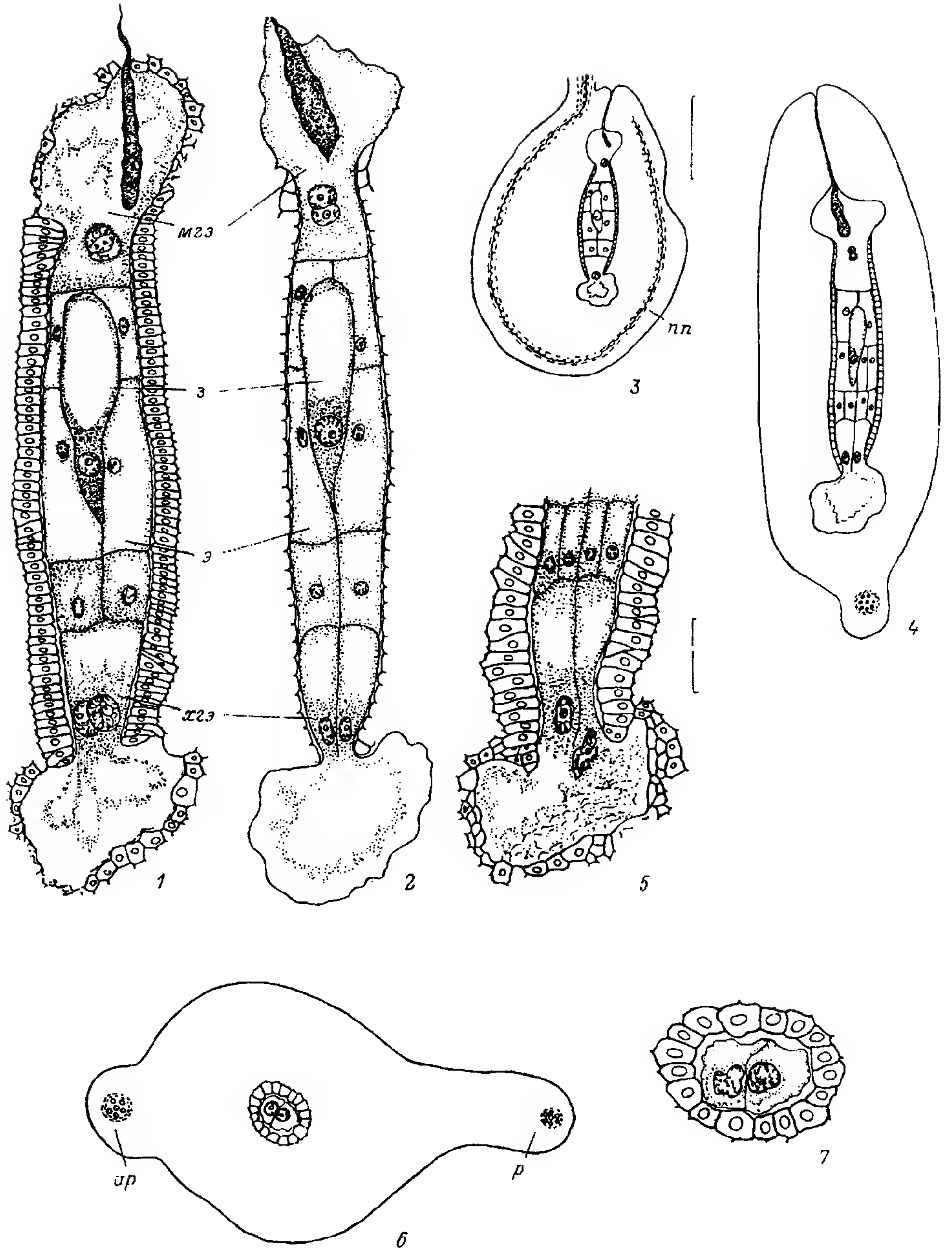


Рис. 2. Развитие эндосперма и зародыша (отдельные стадии) у *Ostrowskia magnifica*.

*1—7* — эндосперм на стадии зиготы: *1*, *2* — собственно эндосперм двухрядный, микропилярный и халазальный гаустории хорошо выражены; *3*, *4* — схема семяпочки на этой стадии на дорсивентральном (*3*) и билатеральном (*4*) продольных срезах; *5* — халазальный гаусторий эндосперма, начало разрушения перегородки между клетками; *6* — поперечный срез семяпочки на уровне ядер (*7*) халазального гаустория эндосперма; *8* — вторично одноклеточный халазальный гаусторий эндосперма; *9—12* — проэмбриональная фаза развития зародыша, выделение эпифизарной клетки; *13* — созревающее семя с небольшим крылом (продольный срез). *ар* — антирафе, *з* — зигота, *к* — крыло, *мгэ* — микропилярный гаусторий эндосперма, *р* — рафе, *хгэ* — халазальный гаусторий эндосперма, *э* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки: *1*, *2*, *5*, *7*, *8* — 0.05 мм; *9—12* — 0.02 мм; *3*, *4*, *6*, *13* — 0.2 мм.

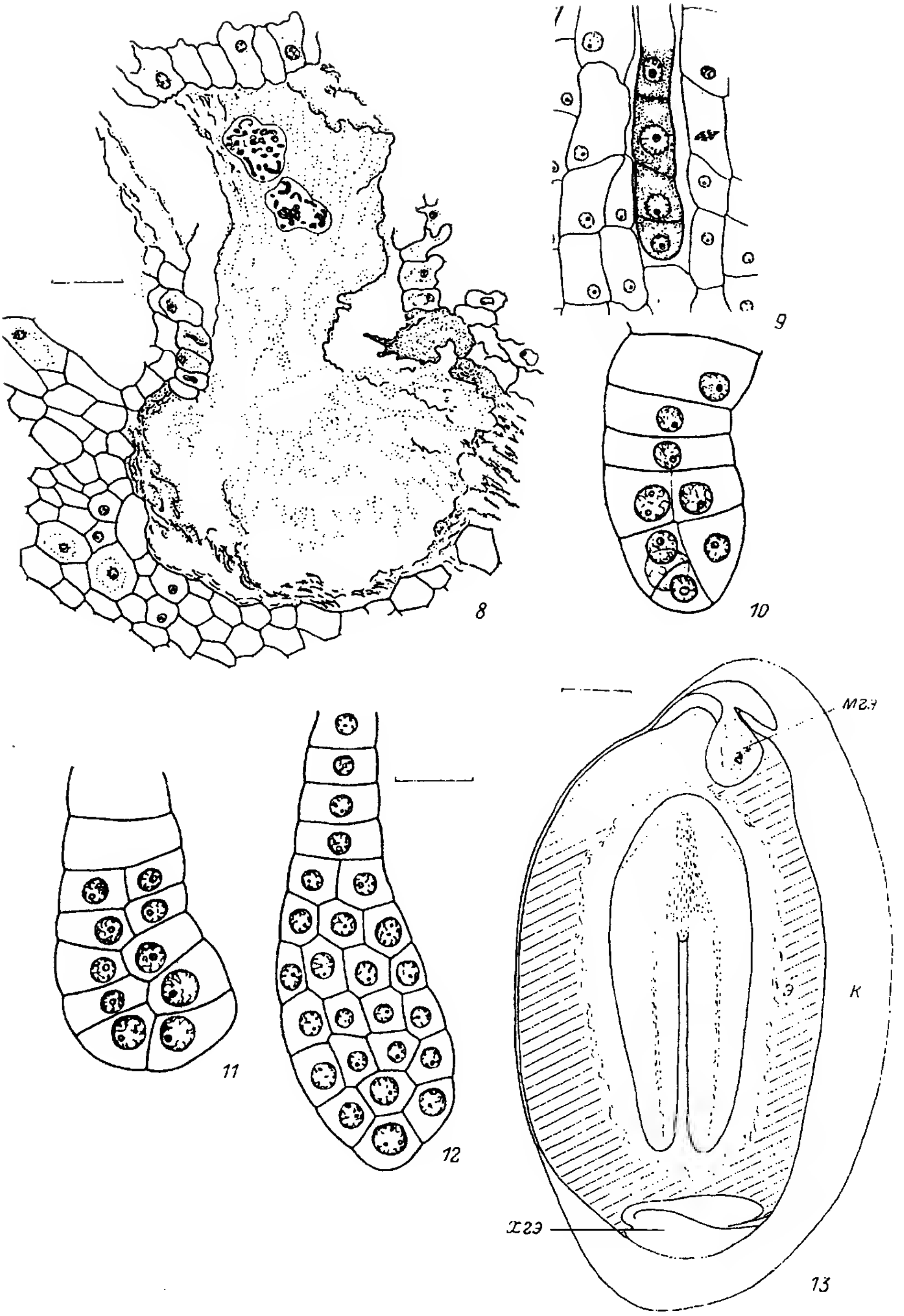


Рис. 2. *Продолжение.*

частях эндосперма (см. таблицу-вклейку, *5*). По мере созревания семени эта разнокачественность клеток эндосперма исчезает (см. таблицу-вклейку, *6*). Эндосперм сохраняется в зрелом семени 6—9 слоями, разрушаются лишь слои, прилегающие к зародышу, но частично сохраняются оболочки их клеток. Почти до самого созревания зародыша сохраняются и терминальные гаустории (рис. 2, *9*, *13*). Эндосперм в семени не содержит хлорофилла, клетки его заполнены запасными питательными веществами. На наружной оболочке клеток эндосперма, прилегающих к семенной кожуре, заметна толстая кутикула (см. таблицу-вклейку, *9*, *10*).

**Эмбриогенез** прослежен недостаточно подробно. Зиготогенез довольно продолжителен. В это время зигота значительно удлиняется и проникает почти до середины зародышевого мешка между клетками эндосперма. Ядро ее крупное, располагается в апикальной части клетки, конец которой заострен, а базальная часть клетки значительно расширена (рис. 2, *1*—*4*). Деление зиготы поперечное. Клетки *ca* и *cb* также делятся поперечно, образуется линейная тетрада (рис. 2, *9*), базальная клетка которой становится нитевидной. Производные клетки *ca* формируют зародыш, а клетки *cb* — длинный подвесок и гипофизис, что соответствует Solanad-типу развития зародыша (Johansen, 1950). На стадии квадрантов в проэмбрио выделяется эпифизарная клетка, что соответствует Papaver-вариации этого типа (рис. 2, *10*—*12*). Зрелый зародыш прямой, дифференцирован на органы, в нем различаются зародышевый корень с апикальной меристемой и небольшим корневым чехликом, гипокотиль с центральным прокамбиальным пучком, который достигает апикальной меристемы стебля и разветвляется в семядоли, слегка выпуклый апекс побега и довольно длинные округлые семядоли (рис. 2, *13*). Зародыш не содержит хлорофилла.

Семя овальное, выпуклое, с маленьким крылом с одной стороны. Семенная кожура представлена двумя слоями экзотесты, под которыми сохраняется кутикула, примыкающая к эндосперму (см. таблицу-вклейку, *9*, *10*). В материале из ущелья Кондара (Таджикистан) отмечена большая выполненность семян. Так, в 7-камерной коробочке с 7 плацентами было обнаружено 527 нормально развитых семян и только 2 — невыполненных.

Никаких отклонений от нормального развития эмбриональных структур у *O. magnifica* не наблюдалось.

## Обсуждение результатов

### 1. Об эмбриологических признаках *Ostrowskia magnifica*

Проведенное нами исследование позволяет в настоящее время провести сравнительно-эмбриологический анализ признаков этого вида и других представителей сем. *Campanulaceae* более полно, чем ранее (Камелина, 1991). Этому способствуют также не только наличие достаточно полной эмбриологической характеристики данного семейства (Коробова, Жинкина, 1987), но и вышедшие в последнее время в свет работы по эмбриологии отдельных колокольчиковых (Zhinkina, Shamrov, 1992; Шамров, Жинкина, 1994; Жинкина, 1995, и др.). В связи с тем, что сравнительный анализ мужских эмбриональных структур был нами проведен ранее (Камелина, Жинкина, 1989), сейчас мы в основном остановимся на признаках, определенных при исследовании развития семяпочки и семени у *O. magnifica.*

Следует сразу отметить, что в развитии этих структур у исследуемого вида по многим (даже по большинству) признакам наблюдается сходство с другими колокольчиковыми. Это большое число семяпочек в завязи; семяпочка — анатропная, с одним интегументом и дифференцированным интегументальным тапетумом, с коротким фуникулусом и слабо развитым нуцеллусом переходного типа (в соответствии с определением его у *Azorina vidalii* (Шамров, Жинкина, 1994)); одноклеточный археспорий; моноспорический, развивающийся по Polygonum-типу зародышевый мешок с дифференцированными элементами и полярными ядрами, сливающимися до оплодотворения; порогамия и двойное оплодотворение; тубифлоральный тип развития эндосперма; Solanad-тип развития зародыша; отсутствие в нем и в эндосперме хлорофилла. В то же время *Ostrowskia magnifica* свойственны и свои, индивидуальные черты. Так, завязь у нее многокамерная (многогнездная), но с нестабильным числом гнезд, семяпочка асимметричная, с более массивным интегументом, с различным числом слоев со стороны рафе и антирафе, проводящая система ее более развита (наличие сосудистых элементов в пучке); халаза значительно более массивная, гипостаза хорошо развита, многослойная. Ранее гипостаза была указана для *Azorina vidalii* (Шамров, Жинкина, 1994) и *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (Жинкина, 1995), но она у этих видов 2-слойная. В семени формируется тонкое крыло со стороны рафе и халазы, зародыш крупнее и формируется он по Papaver-вариации Solanad-типа эмбриогенеза, не свойственной другим видам; сохраняющийся эндосперм более массивный, чем у других видов.

Как и в признаках мужских эмбриональных структур (это в том числе массивный связник, наличие плацентоидов и надсвязника, сильно развитая проводящая система в связнике, крупная генеративная клетка в пыльцевом зерне), большинство индивидуальных признаков женских эмбриональных структур у *Ostrowskia magnifica* являются примитивными: массивный интегумент, наличие сосудистых элементов в проводящей системе семяпочки, массивная халаза, хорошо развитая гипостаза и более полно развитый интегументальный тапетум; крупный зародыш в семени, занимающий 1/2 объема семени, и массивный эндосперм. Наличие крыла в семени, очевидно, можно рассматривать как черту специализации к способу распространения семян.

## 2. О типе развития эндосперма у *Ostrowskia magnifica*

У колокольчиковых развитие эндосперма отнесено к целлюлярному с терминальными гаусториями типу, который один из авторов настоящей статьи склонен рассматривать как пример четвертого типа развития эндосперма, названного *тубифлоральным* (Камелина, 1991, 1996). У *O. magnifica*, как показано выше, присутствуют все признаки этого типа: разрастание терминальных концов первичной клетки эндосперма во время оплодотворения и приобретение ими еще до деления ядра гаусториальной функции, что подтверждает наблюдаемое разрушение прилегающих к ним тканей (интегумента в микропилярной части и нуцеллярной колонки — в халазальной); поперечное и неравное деление первичной клетки эндосперма, которое является дифференцирующим, и образование клеток разного назначения: первичная микропилярная является инициалью и становится микропилярным гаусторием эндосперма, первичная халазальная делится продольно, а затем поперечно на инициальные клетки собственно эндосперма и халазального гаустория, из которых соответственно формируются эндосперм и халазальный гаусторий. Такой способ формирования эндосперма отличается от тех вариаций, которые описаны для сем. *Campanulaceae* (Rosén, 1949; Коробова, Жинкина, 1987; Шамров, Жинкина, 1994), и сходен по первым стадиям с вариацией, описанной как Pentaphragma-вариация (Kapil, Vijayaraghavan, 1962, 1965; Коробова, Жинкина, 1987). Однако у *Ostrowskia*, как и у некоторых других колокольчиковых, интегументальный тапетум окружает бóльшую часть зародышевого мешка, в то время как у видов рода *Pentaphragma* он ограничивает только его халазальную часть. Поэтому у нашего вида сформированные гаустории располагаются и в пределах, и за пределами интегументального тапетума с обеих сторон, а интегументальный тапетум функционирует продолжительное время. Кроме того, второе деление в производных первичной халазальной клетки у *Ostrowskia* поперечное, а не продольное, и происходит формирование такого же активного, как и в микропилярной части, халазального гаустория, отсутствующего у представителей упомянутого рода (Kapil, Vijayaraghavan, 1965). Отличаются и последующие стадии развития эндосперма.

В этой связи, очевидно, становится возможным выделение Ostrowskia-вариации тубифлорального типа развития эндосперма, которая характеризуется следующими признаками: деление первичной клетки эндосперма поперечное и происходит в

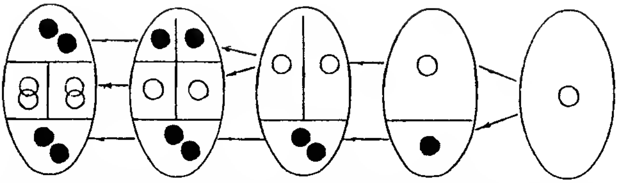


Рис. 3. Схема развития эндосперма (ранних стадий) *Ostrowskia* — вариации тубифлорального типа (зачернены ядра в терминальных гаусториях).

верхней ее трети; первичная микропилярная клетка становится микропилярным гаусторием; первичная халазальная клетка делится продольно неполной перегородкой; ее производные делятся поперечно на инициали собственно эндосперма и халазального гаустория. Халазальный гаусторий вторично одноклеточный. Собственно эндосперм формируется только из производных первичной халазальной клетки (рис. 3). Типичной шейки эндосперма не образуется, что, очевидно, также может рассматриваться как примитивный признак по сравнению с видами, у которых она выражена.

## 3. Об обособленности рода *Ostrowskia* в системе сем. *Campanulaceae*

Ан. А. Федоров (1957), создавая систему колокольчиковых во «Флоре СССР», род *Ostrowskia* выделил в отдельную монотипную трибу *Ostrowskieae*, что было поддержано Р. В. Камелиным (1973), который также подчеркнул обособленность этого рода, определив его жизненную форму как клубнеобразующий стеблеклубневой травянистый поликарпический многолетник. Эту же точку зрения разделяли монографы, исследовавшие сем. *Campanulaceae* по тем или иным признакам — палинологии (выделен особый тип пыльцы — тип островскии (Аветисян, 1967, 1971)), морфологии и жизненным формам (Шулькина, 1974, 1986, 1988), карпологии (выделен особый тип плода — тип островскии, крупнооконцевый тип (Колаковский, 1982)), анатомии семян (выделен особый тип строения семенной кожуры — тип Ostrowskia (Беляев, 1984)).

Однако в «Системе магнолиофитов» А. Л. Тахтаджян (1987) род *Ostrowskia* включил в трибу *Platycodoneae* наряду с еще 5 родами. Тем не менее новейшие палинологические данные, полученные с применением методов электронной микроскопии, показали, что только у *Ostrowskia* в оболочке пыльцы отсутствует подстилающий слой, отмеченный у других исследованных видов. Эта особенность наряду с чертами внешней морфологии пыльцы свидетельствует в пользу изолированности рода в системе колокольчиковых в отдельной трибе (Тарасевич, Шрестха, 1992). А. А. Колаковский (1994) в своей новой системе колокольчиковых Старого Света продолжает рассматривать род *Ostrowskia* в отдельной монотипной трибе, отмечая черты его реликтовости. Серологическое исследование выявило сходство, но и некоторые различия *Ostrowskia* с родами *Codonopsis*, *Platycodon*, *Canarina* и частично с *Cyananthus* (Гудкова, 1990). Сходство в строении семенной кожуры отмечено у *Ostrowskia* только с *Cyananthus* (Беляев, 1984). По наличию плацентоидов в пыльниках, но слабее развитых, отмечается сходство с родом *Platycodon* (Жинкина, 1995).

Эмбриологические признаки, присущие роду *Ostrowskia*, как мы упоминали и ранее (Камелина, Жинкина, 1989; Камелина, 1991), и особенно значительное число индивидуальных отличительных признаков также говорят о его самостоятельности. Совокупность примитивных признаков (как в мужских, так и в женских структурах) у рода из семейства, стоящего на высоком уровне филогенетической системы покрытосеменных (Тахтаджян, 1987), еще раз подтверждает его древность и обособленность. Большое же количество признаков, сходных с другими колокольчиковыми, свидетельствует о принадлежности рода *Ostrowskia* к сем. *Campanulaceae*.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аветисян Е. М.* Морфология пыльцы семейства *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами систематики и филогении // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1967. Т. 16. С. 5—41.

*Аветисян Е. М.* Палинология порядка *Campanulales* s. l. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Тр. Междунар. палинол. конгр. Новосибирск, 1971. С. 90—93.

*Беляев А. А.* Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 585—594.

*Гудкова И. Я.* Серологическое исследование семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 20 с.

*Жинкина Н. А.* Сравнительная эмбриология представителей семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 17 с.

*Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

*Камелина О. П.* Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. Ташкент, 1991. 80 с.

*Камелина О. П.* Эндосперм семени. К типологии и филогенетической оценке // Матер. совещ. «Проблемы репродуктивной биологии». Пермь, 1996. С. 5—7.

*Камелина О. П., Жинкина Н. А.* К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*). Развитие мужских эмбриональных структур // Бот. журн. 1989. Т. 74. N 9. С. 1293—1300.

*Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А.* К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. N 4. С. 93—96.

*Колаковский А. А.* Новые данные по карпологии реликтовых колокольчиковых // Сообщ. АН ГССР. 1982. Т. 105. N 1. С. 117—120.

*Колаковский А. А.* Конспект семейства *Campanulaceae* Старого Света // Бот. журн. 1994. Т. 79. N 1. С. 109—124.

*Коробова С. Н., Жинкина Н. А.* Семейство *Campanulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae—Asteraceae*. Л., 1987. С. 300—308.

*Тарасевич В. Ф., Шрестха К. К.* Палинологические данные о положении рода *Ostrowskia* в семействе *Campanulaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. N 2. С. 27—30.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Федоров Ан. А.* Колокольчиковые — *Campanulaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1957. Т. 24. С. 126—450.

*Шамров И. И., Жинкина Н. А.* Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. N 6. С. 19—34.

*Шулькина Т. В.* Морфология проростков у представителей рода *Campanula* L. флоры СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. N 2. С. 439—447.

*Шулькина Т. В.* Жизненные формы колокольчиковых, их география, экология и связь с систематикой. Л., 1986. 198 с. Деп. в ВИНИТИ 14.07.86, N5535-В86.

*Шулькина Т. В.* Архитектурные модели в семействе *Campanulaceae* s. str., их география и возможные пути преобразования // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 3—16.

*Johansen D. A.* Plant embryology. Mass. USA, Waltham, 1950. 305 p.

*Kapil R. N., Vijayaraghavan M. R.* Embryology and systematic position of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy Shaw // Curr. Sci. 1962. Vol. 31. N 7. P. 270—272.

*Kapil R. N., Vijayaraghavan M. R.* Embryology of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy Shaw with a discussion on the systematic position of the genus // Phytomorphology. 1965. Vol. 15. N 1. P. 93—102.

*Rosén W.* Endosperm development in *Campanulaceae* and closely related families // Bot. Notiser. 1949. N 3. S. 137—147.

*Zhinkina N. A., Shamrov I. I.* The ovule development in the family *Campanulaceae* // Abstr. XII Int. congr. on Sexual Plant Reproduction. USA, Columbus, Ohio, 1992. P. 83.

**Ботанический институт**
**им. В. Л. Комарова РАН**
Санкт-Петербург

**Получено 21 IV 1997**

## SUMMARY

Research of female embryonic structures, development of endosperm and embryo in *Ostrowskia magnifica* have added the characteristics and have allowed to carry out the comparative-embryological analysis of features of this genus and other representatives of the *Campanulaceae* investigated earlier. Similar, but also the distinctive, individual features were found, many of them are primitive: massive connective in anther, massive integument, chalaza and hypostase in ovule, presence of placentoids and subconnective in anther, well developed vascular supplies in connective and ovule, etc. are revealed. New Ostrowskia-variation of Tubifloral type of endosperm development is described. Papaver-variation of a Solanad-type of embryogenesis is determined. The conclusion that the genus *Ostrowskia* occurres isolated position in the system of the *Campanulaceae* and is ancient in origin was made.

УДК 581.522.5

© Е. А. Мирославов, Е. В. Вознесенская, Н. К. Котеева

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АНАТОМИИ ЛИСТА РАСТЕНИЙ АРКТИЧЕСКОЙ И БОРЕАЛЬНОЙ ЗОН

E. A. MIROSLAVOV, E. V. VOZNESENSKAYA, N. K. KOTEYEVA. COMPARATIVE DESCRIPTION OF LEAF ANATOMY OF ARCTIC AND BOREAL PLANTS

Проведено сравнительное изучение анатомии листа растений, произрастающих на Крайнем Севере: *Poa pratensis* (о-в Врангеля), *Ranunculus acris*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* (Кольский п-ов), и тех же видов в Ленинградской обл. Кроме того, взяты *Cardamine bellidifolia* (Кольский п-ов), *C. pratensis* (Ленинградская обл.) и *Poa alpigena* (о-в Врангеля). Показано, что у растений Крайнего Севера, как правило, листья толще, парциальный объем межклетников меньше, число устьиц на единицу площади листа больше, наружные стенки клеток эпидермы толще, у ряда видов большее число слоев клеток мезофилла, т. е. по этим признакам растения Крайнего Севера следует охарактеризовать как более ксероморфные. В то же время клетки мезофилла у северных растений крупнее, у ряда видов парциальный объем губчатой ткани по отношению к палисадной выше, механические ткани развиты слабее, т. е. имеются признаки, характерные для гигро- и мезофитов. Структурные признаки листа растений Крайнего Севера обсуждаются в связи с их адаптивным значением.

Изучению анатомического строения растений Крайнего Севера посвящен целый ряд исследований (Поплавская и др., 1938; Дервиз-Соколова, 1963, 1966, 1981; Вихирева-Василькова, 1964, 1970, 1972; Барыкина, Кудряшов, 1973). Однако имеется лишь одна работа, в которой дается сравнительная характеристика анатомического строения листа растений арктической и бореальной зон (Борисовская, Хитун, 1986). Вместе с тем именно такой подход позволяет выявить пути адаптации организмов к тем или иным условиям среды.

Нами было проведено сравнительное изучение анатомии листа растений высоких и умеренных широт.

## Материал и методика

В качестве объектов исследования на Крайнем Севере взяты: *Cardamine bellidifolia* L., *Ranunculus acris* L., *Solidago virgaurea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L. (Кольский п-ов, окр. г. Кировска, горная тундра); *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *P. pratensis* L. (о-в Врангеля, бухта Роджерса). В Ленинградской обл.: *Cardamine pratensis* L., *Poa pratensis* L., *Ranunculus acris* L., *Solidago virgaurea* L. (разнотравная луговина), *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L. (вырубка соснового леса).

Фиксировали листья среднего яруса в период цветения. Образцы брали из средней трети листовой пластинки. Фиксацию проводили стандартным методом, применяемым в электронной микроскопии, в 3 %-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере с постфиксацией в 2 %-ном растворе $OsO_4$. После обычной процедуры обезвоживания в серии спиртов и ацетонов материал заливали в смесь эпона и аралдита. Срезы образцов листа толщиной 0.2 мкм изготовлены на ультратоме Ultracut-E (Reichert, Австрия), окраска толуидиновым синим. Парциальные объемы структурных элементов в листе определены методом сеток случайного шага, описанным в работе А. М. Силаевой и А. В. Силаева (1979).

## Результаты

У всех исследованных растений Крайнего Севера лист значительно меньше, чем у тех же или близкородственных видов из Ленинградской обл. (табл. 1). Наибольшие различия (почти в 6 раз) обнаружены у *Solidago virgaurea.* У остальных видов площадь листа северных экотипов примерно в 3—4 раза меньше, чем у экотипов умеренных широт. По данным Г. М. Борисовской и О. В. Хитун (1986), у арктической популяции седмичника (п-ов Ямал) лист почти в 10 раз меньше, чем у бореальной (Ленинградская обл.). У арктической популяции морошки (о-в Вайгач) площадь листа в 17 раз меньше, чем у бореальной (Назаров, 1978).

При значительно меньших размерах листовая пластинка северных растений, как правило, имеет бóльшую толщину (табл. 1). У северного экотипа *Solidago virgaurea* лист почти в 1.4 раза толще, чем у экотипа из Ленинградской обл. Аналогичные данные получены Борисовской и Хитун (1986). У всех 7 исследованных ими видов экотипы, произрастающие на п-ове Ямал, имели бóльшую толщину листовой пластинки, чем произрастающие в Ленинградской обл. Увеличение толщины листовой пластинки у северных растений в ряде случаев сопровождается увеличением числа слоев клеток палисадной, а иногда и губчатой ткани (табл. 1; см. таблицу-вклейку). Так, у *Vaccinium uliginosum*, произрастающего в Ленинградской обл., отмечается 1 слой палисадной ткани, а на Кольском п-ове — 1—2, при этом у северного экотипа клетки палисадной паренхимы вытянуты значительно сильнее.

Большее число слоев палисадной ткани по сравнению с растениями умеренных широт обнаружено и у некоторых видов, произрастающих на п-ове Ямал (Борисовская, Хитун, 1986). Наиболее значимые различия выявлены у экотипов *Linnea borealis*: 1 и 3 слоя (соответственно бореальная и арктическая зоны). Следует, однако, иметь в виду, что в данном случае в бореальной зоне образцы брали в еловом лесу, т. е. при сильном затенении.

Какой-либо закономерности в степени развития палисадной ткани по отношению к губчатой у изученных растений не обнаружеио. У одних растений Крайнего Севера соотношение парциальных объемов палисадной и губчатой тканей оказывается выше, чем у растений умеренного климата (*Vaccinium vitis-idaea*), у других (*Vaccinium myrtillus*, *Solidago virgaurea*) наблюдается обратная картина (табл. 2).

Увеличение толщины листовой пластинки обусловлено увеличением размера клеток. У всех изученных нами видов клетки мезофилла северных растений крупнее, чем клетки растений бореальной зоны (табл. 1). Так, у *Cardamine bellidifolia* площадь срединного среза клетки палисадной ткани в 2.4 раза больше, чем у *C. pratensis*, собранного в Ленинградской обл. У северного экотипа *Vaccinium vitis-idaea* клетки также несколько крупнее, чем у бореального, но в данном случае различия минимальны. На крупноклеточность северных растений указывают и другие авторы (Дервиз-Соколова, 1981; Борисовская, Хитун, 1986).

Северные растения, за исключением *V. vitis-idaea*, имеют менее развитые межклетники. Однако по этому признаку различия незначительны (табл. 2). Сравнительные исследования растений п-ова Ямал и бореальной зоны также выявили меньший парциальный объем межклетников у представителей арктической популяции (Борисовская, Хитун, 1986). По данным Т. Г. Дервиз-Соколовой (1981), листья арктоальпийских ив имеют сильно развитую систему межклетников, но количественной оценки этого признака не дается.

У северных растений на единицу площади листа приходится больше устьиц (табл. 1). Так, у северного экотипа *Solidago virgaurea* на 1 мкм$^2$ площади листа с обеих его сторон насчитывается 220 устьиц, а у бореального — 167. При этом для адаксиальной стороны листа различия выражены гораздо сильнее (примерно в 2 раза), чем для абаксиальной (примерно на 12 %). У остальных видов различия не столь значительны, а у бореального экотипа *Vaccinium vitis-idaea* число устьиц даже несколько выше, чем у северного. Следует обратить внимание на то, что у северного экотипа *V. vitis-idaea* в отличие от всех других исследованных нами видов система

ТАБЛИЦА 1

Количественная характеристика структурных элементов листа

| Вид | Место сбора | Площадь листовой пластинки, мкм$^2$ | Толщина листа, мкм | Число слоев клеток |  | Площадь срединного среза клетки мезофилла, мкм$^2$ | Толщина наружной стенки эпидермы, мкм | Число устьиц на 1мкм$^2$ площади листа |  |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  |  |  |  | палисадной ткани | губчатой ткани |  |  | адаксиальная сторона | абаксиальная сторона |
| *Cardamine bellidifolia* | К | 17.8±0.5 | 400±10 | 2—3 | 6—8 | 1250±74 | 2.07±0.07 | 255.5±7.8 | 278.2±10.7 |
| *C. pratensis* | Л | 27.7±1.1* | 140±6 | 1 | 4—5 | 530±18 | 1.06±0.05 | 88.0±3.8 | 163.3±9.2** |
| *Poa pratensis* | В | 42.3±1.3 | 140±3 | *** | 5—7 | 542±16 | 1.74±0.07 | 135.7±3.6 | 63.4±3.2** |
|  | Л | 110.0±5.7 | 100±6 | *** | 5—6 | 305±14 | 1.08±0.06 | 135.0±3.2 | 57.1±2.3** |
| *Solidago virgaurea* | К | 39.3±1.9 | 240±8 | 2 | 5 | 460±16 | 3.02±0.16 | 82.5±6.1 | 138.1±6.1 |
|  | Л | 228.0±7.2 | 170±9 | 1 | 4—5 | 327±8 | 1.57±0.10 | 44.9±1.5 | 122.8±5.5 |
| *Vaccinium myrtillus* | К | 78.0±2.3 | 150±6 | 1—2 | 3—4 | 562±20 | 0.78±0.04 | Единично | 139.6±6.1 |
|  | Л | 201.5±7.0 | 115±5 | 1 | 3 | 476±13 | 0.72±0.04 | » | 115.3±4.5 |
| *V. uliginosum* | К | 40.1±1.6 | 290±5 | 1—2 | 3—4 | 1140±30 | 0.71±0.03 | Не обнаружено | 133.9±7.7 |
|  | Л | 143.3±2.6 | 160±9 | 1 | 3 | 717±33 | 0.52±0.02 | То же | 93.8±4.6 |
| *V. vitis-idaea* | К | 50.0±2.0 | 347±14 | 3—4 | 7—9 | 380±9 | 1.73±0.09 | » » | 317.8±8.8 |
|  | Л | 191.9±4.8 | 370±13 | 2—3 | 8—10 | 343±13 | 1.68±0.09 | » » | 353.3±7.7 |

Примечание. Место сбора (здесь и в табл. 2): В — о-в Врангеля, К — Кольский п-ов, Л — Ленинградская обл.; * — для Cardamine pratensis дана площадь одного листочка сложного листа; ** — число устьиц дано по Л. С. Буболо (1984); *** — палисадная ткань отсутствует.

межклетников развита сильнее, чем у бореального. Не исключено, что в данном случае имеет место компенсаторная корреляция. По размерам замыкающих клеток устьица почти не различаются. Так, у арктического и бореального экотипов *V. uliginosum* длина замыкающих клеток соответственно составляет 34.56 и 35.28 мкм, у *Solidago virgaurea* — 36.36 и 34.38 мкм.

Толщина наружных стенок основных клеток эпидермы у северных растений обычно больше, чем у тех же и близкородственных растений из Ленинградской обл. (табл. 1). Так, у *Cardamine bellidifolia* (Кольский п-ов) наружная стенка клетки адаксиальной эпидермы в 2 раза толще, чем у *C. pratensis* из Ленинградской обл. У остальных видов различия не столь значительны.

## Обсуждение

Для растений Крайнего Севера в основном характерен мезоморфный тип строения листа (Тихомиров, 1963). Борисовская и Хитун (1986) на основании сравнения анатомии листа арктических и бореальных популяций 7 видов характеризуют лист арктических популяций как имеющий более «световой» характер. Это выражается в удлинении палисадных клеток и увеличении у некоторых видов числа слоев палисадной ткани при относительно постоянном числе слоев мезофилла.

Дервиз-Соколова (1981), исследовавшая анатомию листа ив, произрастающих на Крайнем Севере, предлагает ввести новый тип анатомии листа — психроморфный. Основными особенностями строения листа такого типа являются наличие сильно

ТАБЛИЦА 2

Парциальные объемы структурных элементов листа

| Вид | Место сбора | Верхняя эпидерма | Палисадная ткань | Губчатая ткань | Пучок | Межклетники | Нижняя эпидерма |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cardamine bellidifolia* | К | 3.87 | 30.18 | 31.08 | 1.90 | 29.12 | 3.85 |
| *C. pratensis* | Л | 5.49 | 27.43 | 26.49 | 1.83 | 37.18 | 4.28 |
| *Poa alpigena* | В | 6.63 | * | 46.87 | 12.06 | 28.54 | 5.90 |
| *P. pratensis* | В | 8.0 | * | 47.74 | 10.86 | 28.26 | 5.14 |
|  | Л | 6.67 | * | 39.13 | 9.90 | 39.40 | 4.90 |
| *Solidago virgaurea* | К | 7.92 | 23.04 | 32.04 | 5.12 | 23.20 | 8.68 |
|  | Л | 9.77 | 27.07 | 24.37 | 1.94 | 26.49 | 10.13 |
| *Vaccinium myrtillus* | К | 6.71 | 25.94 | 29.03 | 3.31 | 28.92 | 6.09 |
|  | Л | 7.63 | 20.87 | 22.67 | 4.50 | 37.40 | 6.93 |
| *V. uliginosum* | К | 7.07 | 24.84 | 26.69 | 1.67 | 32.64 | 7.09 |
|  | Л | 7.84 | 19.24 | 21.17 | 2.13 | 41.59 | 8.03 |
| *V. vitis-idaea* | К | 5.49 | 27.43 | 26.49 | 1.83 | 37.18 | 4.28 |
|  | Л | 6.60 | 25.57 | 30.60 | 3.97 | 28.40 | 4.46 |
| *Ranunculus acris* | К | 7.93 | 26.60 | 25.60 | 1.27 | 32.80 | 5.80 |
|  | Л | 9.75 | 21.71 | 22.85 | 1.35 | 34.25 | 9.91 |

Примечание. «*» — палисадная ткань отсутствует.

развитых межклетников и крупноклеточность. Г. И. Поплавская с соавт. (1938) на основании изучения только 3 анатомических признаков листа (протяженность жилок, частота встречаемости и размер устьиц) ряда растений Кольского п-ова и анализа литературы по анатомии листа растений средней полосы России пришли к заключению о том, что растения Крайнего Севера представляют собой такую экологическую группу, для которой характерны как ксероморфные, так и гигро-мезоморфные признаки.

Как показали проведенные нами исследования, листья растений высоких широт по сравнению с таковыми умеренных имеют бóльшую толщину листовой пластинки, как правило, меньший парциальный объем межклетников, в ряде случаев большее число слоев палисадной ткани, бóльшую толщину наружных стенок основных эпидермальных клеток, большее число устьиц на единицу площади листовой пластинки, т. е. по этим признакам листья растений Крайнего Севера следует охарактеризовать как более ксероморфные, чем листья растений умеренных широт. В то же время клетки мезофилла у северных растений крупнее, у некоторых видов отношение парциального объема палисадной ткани к губчатой меньше и, как показано в работе В. В. Вихиревой-Васильковой (1970), механические ткани развиты слабее, чем у растений умеренных широт, т. е. по этим признакам растения Крайнего Севера стоят ближе к гигрофитам.

Такое казалось бы несовместимое сочетание анатомических признаков строения листа северных растений объясняется, вероятно, тем, что так называемые ксероморфные признаки являются неспецифическими, т. е. могут формироваться под воздействием самых различных неблагоприятных факторов внешней среды: высокой температуры, бедности почвы и др. Так, при выращивании болотных растений на удобренной почве (прежде всего при внесении азота) «ксероморфные» признаки их листа становились менее выраженными (Миллер, 1963). На основании полученных данных автор сделал заключение, согласно которому именно недостаток азота, а не физиологическая сухость вызывает у болотных растений так называемый ксероморфизм. С позиции теории физиологической сухости холодных почв нельзя объяснить формирование ксероморфных признаков и у северных растений. В. П. Дадыкиным

(1951) было убедительно показано, что растения, растущие на холодных почвах Заполярья, могут в достаточном количестве поглощать влагу, а угнетение их роста в значительной мере определяется бедностью почв.

Прямая связь между содержанием питательных веществ в почве и формированием «ксероморфных» признаков была обнаружена и у культурных растений в экспериментальных условиях (Greb, 1957). В связи с этим H. Greb (1957) предложил для так называемых ксероморфных признаков термин «пайноморфные» (от нем. pein — мучение, страдание), подчеркивая этим их неспецифичность.

Неспецифическими являются и признаки, свойственные гигрофитам. Одним из наиболее характерных признаков гигрофитов является крупноклеточность. Однако крупные клетки формируются и при пониженной интенсивности света, и при низких температурах. По всей вероятности, в последнем случае увеличение размеров клеток происходит потому, что низкие температуры сильнее тормозят скорость деления клеток, чем скорость их растяжения (Родченко и др., 1988).

Описанные особенности строения листа растений Крайнего Севера характерны и для условий высокогорий (Мирославов, Кравкина, 1990). Как известно, с увеличением высоты листья горных растений приобретают более выраженную «ксероморфность» (пайноморфность). Однако в субнивальном поясе, где температуры достаточно низкие, эта закономерность не сохраняется. Так, у видов, произрастающих в горах Заилийского Алатау в субнивальном поясе на высоте 3400 м над ур. м., клетки мезофилла имели бóльшие размеры, чем у этих же видов, взятых в лесном поясе (Мирославов, Кравкина, 1990).

Характеризуя анатомию листа растений Крайнего Севера, следует обратить внимание и на такое обстоятельство. В условиях сурового климата Арктики рост растений сильно угнетен. Однако редукцию ростовых процессов, вероятно, можно рассматривать не только как пассивную реакцию растений на экстремальные условия среды. По мнению Б. А. Юрцева (1984), снижение интенсивности роста является одной из важнейших особенностей арктических растений, способствующих повышению их устойчивости. У северных растений число антиклинальных делений гораздо меньше, чем у растений умеренного климата. Этим и определяется значительно меньшая площадь листовой пластинки. В то же время число периклинальных делений в ряде случаев увеличивается. Соответственно увеличивается и число слоев клеток мезофилла, т. е. у растений севера по толщине листа рост не тормозится, а становится даже более интенсивным, чем у растений умеренного климата. Увеличение толщины листа у северных растений происходит и за счет увеличения размеров клеток, при этом клетки располагаются компактнее. Объем межклетников уменьшается. В результате объем ассимиляционной ткани, отнесенный к единице площади листа, у северных растений будет больше, чем у растений умеренных широт. Таким образом в какой-то мере компенсируется утраченный при сокращении размера листа объем ассимиляционной ткани. В этом, видимо, и заключается адаптивное значение одного из описанных признаков строения листа северных растений. Какие-то из них, возможно, и не имеют приспособительного значения, а формируются вследствие редукции ростовых процессов.

Определить тип строения листа растений Крайнего Севера, используя существующую в настоящее время терминологию, весьма затруднительно. Это объясняется прежде всего тем, что структурная реакция растений на неблагоприятные условия среды неспецифична. Поэтому все существующие в настоящее время термины весьма условны. Вероятно, правильнее просто называть структурные признаки, характерные для листа растений Крайнего Севера. Такими признаками, на наш взгляд, являются следующие: утолщенность листовой пластинки, крупноклеточность, повышенная палисадность, относительно слабое развитие межклетников, повышенная численность устьиц, слабо развитая механическая ткань.

Таким образом, листья растений холодного климата имеют черты строения, характерные как для ксерофитов, так и для гигрофитов. Такое сочетание признаков листа растений Крайнего Севера является прежде всего проявлением неспецифичности структурной реакции растений на экстремальные условия среды, вероятно, в первую очередь — на пониженную температуру и бедность почв.

Работа выполнена благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-11495).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Барыкина Р. П., Кудряшов Л. В.* Анатомнческое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukach. и *Betula nana* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 421—428.

*Борисовская Г. М., Хитун О. В.* О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. Ленинград. ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 1. С. 15—22.

*Буболо Л. С.* Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1482—1491.

*Вихирева-Василькова В. В.* Анатомическая характеристика арктических злаков // Проблемы Севера. 1964. Вып. 8. С. 108—117.

*Вихирева-Василькова В. В.* Анатомическое строение листьев // Экология и биология растений восточно-европейской лесотундры. Л., 1970. Ч. 1. С. 227—253.

*Вихирева-Василькова В. В.* Анатомнческое строение листа некоторых арктических осок // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 373—381.

*Дадыкин В. П.* Особенности питания растений на холодных почвах // Природа. 1951. № 10. С. 33—39.

*Дервиз-Соколова Т. Г.* Морфологическое и анатомическое строение однолетнего побега *Salix reticulata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 4. С. 64—71.

*Дервиз-Соколова Т. Г.* Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S. phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 28—38.

*Дервиз-Соколова Т. Г.* Основные особенности анатомии листьев арктоальпийских ив и других психрофитов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1981. № 6. С. 58—62.

*Миллер М. С.* Зависимость ксероморфной структуры растений от азотного обмена // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963. С. 214—219.

*Мирославов Е. А., Кравкина И. М.* Сравнительная анатомия листа растенний, произрастающих в горах на разных высотах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 368—375.

*Назаров С. К.* Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 108—111.

*Поплавская Г. И., Петрова С. И., Яшумова Е. П.* Материалы по изучению экологии арктических растеиий // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспытателей. 1938. Т. 67. Вып. 3. С. 26—84.

*Родченко О. П., Маричева Э. А., Акимова Г. П.* Адаптация растущих клеток корня к пониженным температурам. Новосибирск, 1988. 151 с.

*Силаева А. М., Силаев А. В.* Методы анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиол. и биохим. культ. растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

*Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963. 153 с.

*Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы изучения адаптации растений к условиям полярной безлесной области // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. С. 207—212.

*Greb H.* Der Einflus tiefer Temperatur auf die Wasser-Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung fur das «Xeromorphieproblem» // Planta. 1957. Bd 48. H. 5. S. 523—563.

**Ботанический институт**
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 1997

## SUMMARY

Comparative study of anatomical leaf structure of plants grown on the Extreme North: *Poa pratensis* (Wrangel Island), *Ranunculus acris*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* (Kola Peninsula), and the same species from Leningrad region was done. In addition, *Cardamine bellidifolia* (Kola Peninsula), *C. pratensis* (Leningrad region) and *Poa alpigena*

(Wrangel Island) were studied. It was shown, that leaves in Extreme North plants, as a rule, are thicker, partial density of the intercellular spaces is lower, number of stomata per unit of the leaf blade area is higher, the outer walls of epidermal cells are thicker, some species have more mesophyll cell layers. According to these features, the Extreme North plants are characterized as more xeromorphous. At the same time the mesophyll cells of northern plants are larger, the volume density of spongy tissue in relation to palisade tissue is higher, the mechanical tissues are developed poorer, i. e. they have attributes, characteristic of hydro- and mesophytes. The structural features of leaves of the Extreme North plants are discussed in connection with their adaptive role.

ТОМ 83 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1998, № 3

УДК 581.9(571.511)

© Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов

# ПАРЦИАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ ДВУХ СМЕЖНЫХ ЛАНДШАФТОВ ПОДЗОНЫ ТИПИЧНЫХ ТУНДР ЦЕНТРАЛЬНОГО ТАЙМЫРА: ЭКОЛОГО-ТОПОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

E. B. POSPELOVA, I. N. POSPELOV. THE PARTIAL FLORAS OF THE TWO ADJACENT LANDSCAPES OF TYPICAL TUNDRA SUBZONE IN THE CENTRAL TAIMYR: ECO-TOPOLOGICAL DIFFERENTIATION

Рассчитаны коэффициенты сходства Сёренсена—Чекановского и меры включения с учетом парциальной активности каждого вида для 27 парциальных флор, характеризующих экотопы ранга урочищ, выделенных на основе крупномасштабной ландшафтной карты участка Таймырского биосферного заповедника. Парциальные флоры относятся к двум конкретным флорам смежных ландшафтов, различающихся по структуре и возрасту. На основе оптимальных дендритов разработана иерархия группирования парциальных флор по степени сходства самих парциальных флор и их экотопов. Высокие уровни сходства парциальных флор соответствуют единству генезиса и степени проявления основных морфогенетических процессов — криогенных, некриогенных и их совокупности.

Выявление экотопической инфраструктуры конкретных флор — один из разделов ботанической географии, находящийся на стыке флористики, геоботаники и ландшафтоведения и являющийся наиболее перспективным направлением изучения биологического разнообразия территорий. Любая конкретная флора представляет собой совокупность видов, обитающих в определенном районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий (Толмачев, 1932 : 8), т. е. сложную систему, являющуюся подсистемой по отношению ко всему комплексу природных факторов, формирующих ландшафт определенной территории. Составляющие ее виды распределяются по территории в соответствии с другими компонентами ландшафта; в условиях Арктики перераспределение основных факторов — тепла и влаги — обусловлено рельефом и микрорельефом, а также геологической структурой. В зависимости от их значений отдельные виды имеют в разных экотопах разную активность — от доминирования до полного отсутствия.

Б. А. Юрцев (1982) дал исчерпывающее определение флоры как иерархически дифференцированной системы популяций всех видов растений, населяющих данную территорию, и ввел понятие парциальной флоры как естественной флоры любых экологически своеобразных подразделений ландшафта. Иерархия парциальных флор, предложенная Юрцевым (1982), представляет собой несколько последовательно включенных ступеней делений конкретной флоры, соответствующей флоре ландшафта в целом. Предлагается выделять парциальные флоры соответственно рангу природно-территориальных комплексов (ПТК): макроэкотопов (местности), мезоэкотопов (урочищ), микроэкотопов (фаций). Однако, несмотря на усилившийся интерес к экотопологической флористике, понятие территориальной единицы, соответствующей парциальной флоре, весьма расплывчато — «естественно обособленные участки ландшафта», «элементы ландшафта» (Заноха, 1986); «типы экотопов» (Хитун, 1991). В процитированных работах парциальные флоры описаны для ПТК очень разного объема (в соответствии с общепринятыми определениями морфологических частей ландшафта (Исаченко, 1965)): от фаций (отдельно бугры и мочажины болот) до зональных урочищ водораздельных тундр (Хитун, 1991); либо от фаций (выходы песков на водоразделах) до фрагмента местности — поймы р. Пясины (Заноха, 1986). Парциальные флоры таких разномасштабных в плане инфраструктуры ландшафта ПТК, несмотря на их безусловное своеобразие, все же не совсем соответствуют четкой топологической иерархии Б. А. Юрцева.

Необходимость применения ландшафтной основы для сравнительно-флористического анализа подчеркивалась Ю. П. Кожевниковым (Кожевников, Рапота, 1983), однако его «ландшафтные экофоны» как основная экотопологическая единица также не соответствуют ландшафтному делению. Так, в один экофон он включает и пойменные болота, и сырые тундры на шлейфах («торфяной экофон»), долинные и горные участки с дерновыми почвами («гумусный экофон»), т. е. участки, относящиеся по меньшей мере к разным местностям.

Мы предприняли попытку провести анализ сходства парциальных флор ключевого участка «Малая Логата» (один из кордонов тундровой территории Государственного биосферного заповедника «Таймырский»), выявленных для структурных элементов ландшафтов ранга урочищ на основе ландшафтной карты М. 1 : 50 000.

При составлении карты ПТК разного уровня выделяли в соответствии с характером геологического строения (ландшафты), формами макрорельефа и сочетаниями характерных элементов мезорельефа (местности), формами мезорельефа (группы урочищ), характером субстрата, типом преобладающих морфогенетических процессов, в основном криогенных, и их рядами (урочища). Криогенные процессы и сформированный ими микро- и нанорельеф рассматривали не в качестве индикатора типа ПТК (Константинова, 1973), а как формирующие ПТК факторы.

Большинство закартированных урочищ имеет простую структуру, так как они составлены несколькими близкими фациями (микроэкотопами). Таковы все урочища плакоров, поверхности террас и поймы, пологих склонов. Однако кроме них имеется группа сложных парагенетических урочищ, составленных сопряженными контрастными фациями, растительность которых представляет собой фитоценохоры уровня мезокомбинаций — совокупностей экологических рядов. Это отражается в богатстве и структуре парциальных флор, о чем будет сказано ниже.

Инвентаризацию парциальных флор разного уровня проводили отдельно по ландшафтам. Для каждой парциальной флоры проведен таксономический, географический и эколого-ценотический анализ (Юрцев, 1968); кроме того, определялась парциальная активность видов по степени встречаемости и участия в сложении растительного покрова урочища. По сочетанию этих значений выделены 4 группы: особо-, высоко-, средне- и низкоактивные в пределах парциальной флоры виды.

Сравнение парциальных флор проведено по коэффициенту Сёренсена—Чекановского для дескриптивных множеств с учетом парциальной активности видов в каждой отдельной парциальной флоре (Юрцев, Семкин, 1980), в ряде случаев — с учетом значений и направлений мер включения Симпсона.

Ключевой участок расположен в юго-восточной части заповедника «Таймырский», в подзоне типичных тундр. Подробное физико-географическое описание и анализ флоры даны в предыдущей работе (Поспелова и др., 1997).

Исследованная территория занята в равных долях фрагментами 2 контрастных ландшафтов, сложенных генетически разными породами и различающихся как по характеру растительности и составу флоры, так и по набору экотопов (урочищ). Флоры ландшафтов принадлежат разным конкретным флорам, контактирующим между собой. Это как раз тот случай, когда наиболее интересно проследить внутри- и межландшафтные связи парциальных флор, сформированных в одинаковых климатических, но разных геологических условиях и в разное время, так как возраст ландшафтов различен.

Состав и структура парциальных флор, формировавшихся вместе с остальными компонентами ПТК, теснейшим образом связаны с экологическими условиями, в первую очередь с гидротермическим режимом (увлажнение, заснеженность, летние температуры и мощность сезонно-талого слоя). Последний в свою очередь во многом зависит от генезиса урочищ и от основных морфогенетических процессов, в основном криогенных (морозное растрескивание, образование повторно-жильных льдов, термокарст, нивация). Имеют влияние процессы смешанного типа (термоэрозия, термоденудация), по сути некриогенные, но наличие мерзлоты придает им свою специфику; большую роль играют также некриогенные (русловая эрозия, снежная корразия, осыпание, эоловые, зоогенные) процессы.

Ландшафт 1 (Л1) — среднеплейстоценовая равнина с плоской, слабо расчлененной поверхностью, сложенная слабо засоленными ленточными глинами, перекрытыми маломощным голоценовым рыхлым чехлом (Антропоген..., 1982), включает в себя 13 урочищ (табл. 1). Его поверхность сформировалась после морской трансгрессии как озерно-лагунная равнина, по окраинам местами перекрытая принесенным ледниковым материалом. После осушения водного бассейна повсеместно произошло формирование повторно-жильных льдов большой мощности. Первичными поверхностными процессами, по-видимому, были морозное растрескивание и образование пятен-медальонов; сформировался пятнистый нанорельеф. Однако выровненность поверхности способствовала постепенному зарастанию пятен и образованию пятнисто-бугорковых (пятна занимают до 15 % площади) кустарничково-травяно-моховых тундр (*Carex arctisibirica*,[1] *Eriophorum polystachion*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*), т. е. современной зональной растительности (*3*)[2]. Только на выпуклых вершинах и бровках пятнистый нанорельеф сохранился благодаря снежной корразии, препятствующей зарастанию. На щебнистых флювиогляциальных выходах (*1*) растительность представлена кустарничково-моховыми, а на более низких суглинистых — разнотравно-мохово-дриадовыми пятнистыми тундрами (*2*); пятен до 50 %. На самых обдуваемых местах постоянная корразия привела к обнажению морских глин, привлекающих северного оленя, стада которого проходят по территории во время сезонных миграций. Именно сочетание эрозии и зоогенного пресса образовало крайне специфические урочища «солонцов» (*13*) с разреженной травяной растительностью из эрозиофильных злаков и разнотравья (виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Poa*, *Arabidopsis bursifolia* и др.).

Напротив, на плоских, обширных, хорошо заснеженных участках равнины и пологих склонах началось развитие блюдцевого и линейного термокарста, связанного с застаиванием влаги на водоразделах и надмерзлотным стоком по ориентированным межпятенным ложбинам на склонах. На фоне исходных плоских водоразделов с пятнисто-бугорковыми тундрами развились отдельные термокарстовые просадки (около 25 % площади) с фрагментами осоково-пушицево-моховых болот (*4*), увеличение заснеженности вело к увеличению роли кустарников. На склонах в деллях (до 50 % площади) сформировались травяно-кустарниково-моховые сообщества с обилием гигрофильных осок и пушиц (*5*).

В осушенных озерных котловинах началось формирование вторичных эпигенетических повторно-жильных льдов. Конечным результатом было образование комплексов водораздельных плоскобугристых травяно-кустарниково-моховых болот (*7*) с поросшими ерником буграми, занимающими до 70 % площади. Понижения осоково-пушицево-моховые, иногда с ивами. На склонах котловин развитие повторно-жильных льдов сочетается с линейным термокарстом (сток с расположенных выше пологих склонов *5*) и термоэрозией, здесь обычны овражно-деллевые комплексы (*6*) с осоково-кустарниково-моховыми грядами и травяно-моховыми заболоченными деллями, иногда с ручьями по днищу, занимающими до 70 % площади.

В формировании сложных урочищ ведущую роль играют некриогенные эрозионные процессы. Наиболее яркий пример их деятельности — овраги (*11*), сформированные термоэрозией; после образования промоин усиливаются размыв и осыпание стенок оврагов, оплывинная солифлюкция. В местах залеживания снега идет активная нивация, участки с обнажениями морских глин подвергаются сильному зоогенному прессу. В днищах оврагов иногда формируются примитивные долины. В результате

---

[1] Латинские названия приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

[2] Цифры в скобках — номера урочищ и парциальных флор, использованные в табл. 1, 2 и рисунках.

## ТАБЛИЦА 1

### Перечень обследованных урочищ и их экологическая характеристика

| Обозначение урочищ и парциальных флор | Характеристика урочищ (пояснения в тексте) | Тип геохимического ландшафта | Интенсивность морфогенетических процессов | | Увлажнение поверхности | Глубина снежного покрова, см | Относительная теплообеспеченность |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | криогенных | некриогенных | | | |
| Ландшафт 1 — озерно-ледниковая равнина | | | | | | | |
| *1* | Щебнистые вершины высоких холмов | Элювиальный | Очень слабая | Слабая | XM | 10—20 | Прохладно |
| *2* | Пятнистые тундры выпуклых вершин и бровок | » | Слабая | » | XM | 20—50 | Тепло |
| *3* | Плоские водоразделы, пятнисто-бугорковые тундры | » | » | — | M | 20—50 | Умеренно |
| *4* | Плоские водоразделы с термокарстом | Элювиально-аккумулятивный | Умеренная | — | MHg | 20—50 | » |
| *5* | Пологие склоны с линейным термокарстом | Трансэлювиальный | » | — | HgM | 20—50 | » |
| *6* | Овражно-деллевые склоны котловин | Элювиально-аккумулятивный | Сильная | Умеренная | MHg | 50—100 | » |
| *7* | Плоскобугристые комплексы днищ водораздельных котловин | Аккумулятивно-элювиальный | » | — | Hg | 20—50 | Прохладно |
| *8* | Долины ручьев с четочным руслом | Элювиально-аккумулятивный | » | Сильная | Hg | 50—100 | » |
| *9* | Ручьи с развитой долиной | Трансэлювиальный—супераквальный | — | Умеренная | MHg | 50—100 | Тепло |
| *10* | Придолинные массивы байджарахов | Трансэлювиальный | Умеренная | » | M | 50—100 | » |
| *11* | Овраги | » | — | Сильная | XHg | от 5—10 до 50—100 | » |
| *12* | Береговые яры (склоны к долине) | » | — | » | XMg | То же | » |
| *13* | Выходы коренных глин на вершинах холмов | — | — | » | X | Менее 10 | » |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Обозначение урочищ и парциальных флор | Характеристика урочищ (пояснения в тексте) | Тип геохимического ландшафта | Интенсивность морфогенетических процессов | | Увлажнение поверхности | Глубина снежного покрова, см | Относительная теплообеспеченность |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | криогенных | некриогенных | | | |
| Ландшафт 2 — аллювиальная равнина | | | | | | | |
| *14* | Отмели низкой поймы | Супераквальный | — | Сильная | MHg | 50—100 | Умеренно |
| *15* | Средняя пойма, основная поверхность | Аккумулятивно-элювиальный | Умеренная | — | MHg | 50—100 | » |
| *16* | Дренированная бровка средней поймы | Трансэлювиальный | — | Сильная | MX | 10—20 | Тепло |
| *17* | Дренированная бровка высокой поймы | » | — | — | M | 50—100 | » |
| *18* | Полигональные болота высокой поймы | Аккумулятивно-элювиальный | Сильная | — | Hg | 50—100 | Умеренно |
| *19* | Береговые яры высокой поймы | Трансэлювиальный | — | Сильная | M | 50—100 | Тепло |
| *20* | Песчанные останцы I терассы | Элювиальный | — | Слабая | MX | 50—100 | » |
| *21* | Сухие субнивальные склоны террас | Трансэлювиальный | — | — | M | 50—100 | » |
| *22* | Массивы байджарахов на теплых склонах | » | Слабая | Умеренная | XM | 50—100 | » |
| *23* | Массивы байджарахов на холодных склонах | » | Умеренная | » | HgM | >100 | Холодно |
| *24* | Склоны террас с линейным термокарстом | Элювиально-аккумулятивный | Сильная | — | Hg | 50—100 | Умеренно |
| *25* | Плоскобугристые болота террасы | Аккумулятивно-элювиальный | » | — | Hg | 20—50 | Прохладно |
| *26* | Пойменные ручьи с неразвитой долиной | Трансэлювиальный | — | Сильная | MHg | 50—100 | Тепло |
| *27* | Ручьи террас с развитой долиной | Трансэлювиальный—супераквальный | — | Умеренная | MXHg | 50—100 | Умеренно |

Примечание. X — очень сухо; MX — сухо; XM — умеренно сухо; M — умеренно; HgM — умеренно влажно; MHg — влажно; Hg — очень влажно, сыро; «—» — отсутствие морфогенетических процессов.

набор экологических ниш очень разнообразен: осыпные и задернованные борта разной экспозиции, глинистые выбитые солонцы, сырые прирусловые участки и др. По площади преобладают травяные группировки и травяно-мохово-кустарничковые тундры, только в днищах развиты фрагменты моховых ивняков и травяных болот.

В результате подмыва коренного берега рекой формируются специфические урочища яров (*12*), своеобразная граница между ландшафтами. Экотонность яров выражается уже в генезисе: морфологически принадлежа к Л1, они формируются деятельностью реки, как и ландшафт долины (Л2). Частичный размыв склона по западинам, приуроченным к глубоким узлам решетки повторно-жильных льдов, обусловливает его блочный характер и сложную структуру. Особенно это характерно для участков отступания русла, где размыв прекращается и поверхность блоков зарастает, а развитие межблочных ложбин продолжается: возникают нивальные ниши разной мощности, долинки ручьев, иногда с обширными закустаренными (*Salix lanata*, *S. reptans*) конусами выноса; на заросших участках могут начаться и криогенные процессы (микропучение, криотурбация); формируются бугорковые разнотравно-мохово-кустарничковые тундры. На обрывах с обнажениями глин развиты эрозиофильные травяные группировки, очень близкие по составу к *13*.

Наконец, урочища долин ручьев формируются русловыми процессами, хотя на ранних стадиях они и сопровождаются криогенезом. При размыве поверхности первичным водотоком в узлах решетки повторно-жильных льдов развивается глубокий термокарст, и русло приобретает характер четок (*8*): мелкие озерки соединены заросшими протоками, представляющими собой травяные болота. При увеличении стока развивается долина с фрагментами пойм разного уровня и даже небольших террасок, на которых со временем начинается развитие сингенетических повторно-жильных льдов и формирование полигонов (*9*). По склонам обычны травяно-ивково (кассиопейно)-моховые тундры, на шлейфах — ивняки из *Salix lanata* и луга, на террасках — фрагменты болот. На присклоновых участках, особенно близ впадения притоков, может протекать термоденудация с образованием массивов байджарахов (*10*) с кустарниковой (*Betula nana*) или кустарничково-травяной растительностью.

Ландшафт 2 (Л2) — Логато-Кубалахская депрессия, позднеплейстоценово-голоценовая аллювиальная равнина, сложенная песками и супесями, заторфованная, заболоченная, заозеренная, сформированная позже Л1 под воздействием русловой деятельности р. Логаты и ее притоков. Современная структура Л2 в равной мере обусловлена 2 процессами: некриогенный аллювиальный процесс обусловил современный рельеф долины; параллельно идет развитие сингенетических повторно-жильных льдов по всей площади, формирующее микрорельеф и современный облик ландшафта. На них в разной мере накладываются термокарст, термоэрозия, термоденудация, эоловые процессы и т. д. В результате набор урочищ в Л2 богаче и контрастнее, чем в Л1 (14 урочищ, табл. 1). Большинство их еще не сложилось окончательно, так как морфогенез активно протекает и в настоящее время, особенно в пойме.

В наибольшей степени влияние аллювиальной деятельности испытывает урочище низкой поймы (*14*): размыв, седиментация; криогенные процессы здесь не выражены, растительный покров почти не развит (разреженные группировки злаков). В формировании поверхности средней поймы в равной мере участвуют процессы обоих типов. Здесь активно идет рост повторно-жильных льдов в условиях периодических паводков, хотя полигональный микрорельеф выражен еще слабо (*15*). Преобладают моховые и мохово-травяные ивняки из *Salix lanata* и *S. reptans*, реже травяные болота. Лишь в краевой части средней поймы (*16*), приподнятой и дренированной, повторно-жильные льды законсервированы; основные современные процессы — седиментация, водная и ветровая эрозия. Обычны травяные ивняки, составленные теми же видами, луга, на развеваемых местах — группировки псаммофитов (*Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Poa sublanata*, *Polygonum riparium*, *Rumex graminifolius* и др.).

При изменении базиса эрозии и переходе поймы к высокому уровню бровка становится менее подверженной размыву и зарастает травяными ивняками (*17*). В местах, где краевая часть поймы подмывается рекой, активизируется эрозия, при отступании русла склоны зарастают злаково-разнотравными лугами и ивняками (*19*). Размыв поверхности временными водотоками в сочетании с термоэрозией формирует ручьи с высокими ивняками по бортам корытообразной долины и болотистыми отмелями в днище (*26*). На основной поверхности продолжается процесс развития повторно-жильных льдов (стадия роста), идет термокарст (*18*). Валики и относительно сухие полигоны сильно закустарены (ивы, ерник, багульник), много мелких водоемов, часто сплошь заросших лютиками (*Ranunculus pallasii*, *R. gmelinii*) или арктофилой. В слабо обводненных полигонах обильны осоки и пушицы (*Carex rotundata*, *C. chordorrhiza*, *C. concolor*, *Eriophorum medium* и др.).

Останцы I террасы генетически представляют собой блоки бровки древней высокой поймы, остальная часть которой была размыта или разрушена эрозионными процессами. Развитый по поверхности трещинно-полигональный микрорельеф — все те же законсервированные повторно-жильные льды поймы, пятна голого грунта вторичные, денудационные. Современные морфогенетические процессы не выражены, кроме снежной корразии, так как это наиболее обдуваемые участки. Разнотравно-злаково-кустарничковые тундры развиты на плоских вершинах останцов, состав доминантов разнообразен: *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *Trisetum spicatum* и др. (*20*).

Поверхность заболоченной, перекрытой торфами II террасы сформирована только криогенными процессами — ростом повторно-жильных льдов и термокарстом, обычные здесь плоскобугристые болота (*25*) являются последующей стадией развития полигональных болот высокой поймы (*18*). Здесь поверхность тоже сильно закустарена ерником и ивами с примесью багульника и голубики, но менее обводнена.

Склоны I и II террас представлены несколькими урочищами. Дренированные, песчаные склоны задернованы, заняты травяно-кассиопейно-моховыми тундрами (*21*). В настоящее время они практически не испытывают влияния криогенных процессов. Зимой их поверхность хорошо укрыта снегом (который быстро стаивает), летом хорошо прогревается. Урочище пологих склонов II террасы сформировано, напротив, исключительно криогенезом; здесь происходит наложение линейного термокарста на микрорельеф плоскобугристых болот, в результате чего болотные комплексы слегка дренируются; развивается тундрово-болотный грядово-деллевый комплекс с травяно-кустарниково-моховыми грядами и кустарниково-осоково-моховыми деллями (*24*).

На крутых склонах к руслам крупных ручьев интенсивна термоденудация, формируются комплексы байджарахов. При хорошей инсоляции нивация играет меньшую роль, снег в нишах быстро стаивает; байджарахи травяные и кустарничково-травяные, в межблочьях развиты травяные нивальные группировки (*22*). На холодных северных и восточных склонах, где снег залеживается очень долго, нивация активна, ниши почти не задернованы, по периферии заболочены, часто образуются оползни. Сомкнутые травяно-кассиопейно-моховые тундры развиты только на вершинах байджарахов, на низких шлейфах обычны травяные болотца и заболоченные луга (*23*).

Строение урочищ долин ручьев (*27*) аналогично описанному для Л1. Долины пересекают как террасы, так и пойму, но в первом случае они врезаны глубже и более сформированы. Фактически это дальнейшая стадия развития урочищ пойменных ручьев с неразвитой долиной (*26*). Растительность сходна с *9*, но более ксерофильна.

Всего на территории Л1 зарегистрировано 182 вида и подвида сосудистых растений, на Л2 — 211. Сходство между конкретными флорами составляет 78 %.

Коэффициенты сходства между парциальными флорами мезоэкотопов-урочищ с учетом парциальной активности составляющих их видов в пределах конкретной флоры Л1 (КФ1) колеблются от 9.3 (*13—7*) до 90.3 % (*3—5*), причем 30 % коэффициентов имеют значения более 60 % (12.5 % — более 70 %). В пределах КФ2 этот размах составляет 13.0 (*14—21*)—83.5 % (*18—25*); коэффициенты со значениями более 60 % составляют 20.8 % от всего массива, более 70 % — 6.6 %. Из этого следует, что, хотя КФ1 более гетерогенна по составу парциальных флор, связи между

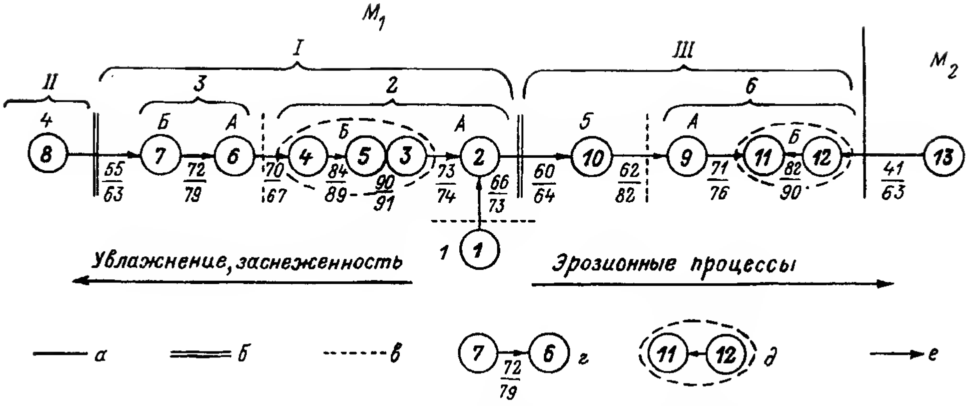


Рис. 1. Оптимальный дендрит сходства парциальных флор для КФ1.

а—в — границы между парциальными флорами по значениям уровня сходства (а — менее 50 %, б — 51—60 %, в — 61—70 %); г — сходство между парциальными флорами и направление меры включения. В числителе — коэффициент Сёренсена—Чекановского, %; в знаменателе — значения меры включения; д — парциальные флоры, имеющие сходство более 80 %; е — усиление интенсивности процессов и явлений; $M_1$, $M_2$ — массивы; I—III — подмассивы; 1—6 — группы; А, Б — подгруппы. Обозначения парциальных флор те же, что и в табл. 1.

последними в ней выражены сильнее, т. е. более четко выделяются сопряженные группы парциальных флор. КФ2 отличается большей однородностью, составляющие ее парциальные флоры менее «индивидуальны», хотя территориальные и экологические границы между урочищами более контрастны. Возможно, это связано с относительной молодостью территории и ее флоры по сравнению с Л1.

На основе матрицы сходства и мер включения парциальных флор были построены оптимальные дендриты (Василевич, 1969) отдельно для КФ1 и КФ2 (рис. 1, 2). Отдельные участки дендритов соответственно значениям уровней сходства отражают определенные группы парциальных флор, которые в дальнейшем можно делить дальше, поднимая границу этих значений. Мы повторяли разделение по 5 уровням сходства, начиная с уровня менее 50 % с интервалом 10 %, в результате чего был последовательно выделен ряд групп парциальных флор; в сомнительных случаях учитывали значения мер включения.

Исходя из результатов проведенного таксономического, географического и эколого-ценотического анализа каждой парциальной флоры и их сравнения были

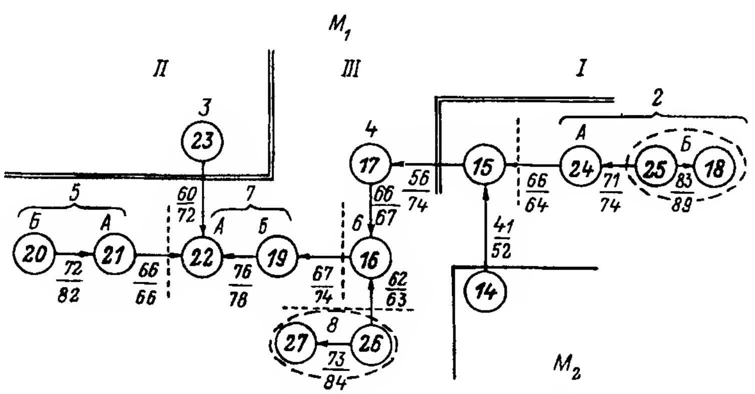


Рис. 2. Оптимальный дендрит сходства для КФ2.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

выявлены признаки, наиболее четко связанные с характером экотопа: видовое богатство, ведущие семейства и роды; соотношение географических элементов; доля широко распространенных — эвритопных и гемиэвритопных — видов, соотношение активных и не активных в ландшафте видов, соотношение видов высокой и низкой парциальной активности (табл. 2). Наиболее сопряженные с признаками парциальных флор свойства экотопа — положение в рельефе (тип геохимического ландшафта), общий характер растительности и почв, тип и степень проявления современных морфогенетических процессов, заснеженность и летнее прогревание верхнего слоя почвы, влажность субстрата (табл. 1).

Из общего массива парциальных флор Л1 на уровне сходства менее 50 % отделяется только парциальная флора (ПФ) *13* (рис. 1, $M_2$), т. е. ПФ урочища с экстремальными проявлениями современных некриогенных (ветровая корразия, зоогенный пресс) процессов и, видимо, наиболее молодого. Второй массив дендрита (рис. 1, $M_1$) представляет собой 2 ветви, отходящие от ПФ *2* (плакорного урочища) и в целом отражающие динамические и экологические серии. Первая (левая) соответствует распределению парциальных флор по градиенту увлажнения — снегонакопления и усиления криогенных процессов, вторая — по градиенту эродированности и усиления некриогенных процессов. Особняком стоит ПФ *8* (урочища, где действуют те и другие процессы, но первичны криогенные).

Соответственно этим ветвям, отграниченным друг от друга на уровне 51—60 %, во втором массиве дендрита можно выделить 3 подмассива. В подмассиве I объединены парциальные флоры урочищ, сформированных криогенными процессами, древними или идущими в настоящее время. На следующем уровне он делится на 3 группы.

1. ПФ *1*. Криоксерофильная ПФ малоснежных щебнистых останцов. Характеризуется наибольшим участием криофитов, в эколого-ценотическом спектре отмечена высокая доля стенотопных видов (*Cerastium bialynickii*, *Saxifraga spinulosa* и др.), активных и неактивных видов поровну. Современные криогенные процессы почти не выражены (слабая криогенная сортировка материала), почвы тундровые дерновые щебнистые.

2. Группа парциальных флор плакорных урочищ, которая в свою очередь (на уровне 71—80 %) подразделяется на 2 подгруппы — А (*2*) и Б (*3*, *5*, *4*). ПФ *2* по ряду признаков и по значениям меры включения близка к ПФ *1*, но генетически более связана с остальными парциальными флорами группы 2. Расположение парциальных флор в пределах группы соответствует градиенту увлажнения — снегонакопления, по мере их увеличения наблюдается изменение признаков парциальных флор. При переходе от элювиальных к элювиально-аккумулятивным позициям увеличивается роль сем. *Cyperaceae*; род *Draba*, занимавший 1-е место в ПФ *2*, уступает место роду *Salix*, снижаются видовое богатство и доля криофитов. Увеличивается доля эвритопных и активных видов и видов высокой парциальной активности. Эти изменения соответствуют усилению интенсивности криогенных процессов (деградации под влиянием термокарста) — от отсутствия в *2* и единичных проявлений в *3* до умеренного в *5* и активного блюдцевого термокарста в *4*. Подгруппы различаются по типу растительности (Матвеева, 1985) (кустарничковый в урочищах подгруппы А и моховой в урочищах подгруппы Б) и почв (тундровые дерновые и тундровые глеевые соответственно).

3. Группа парциальных флор элювиально-аккумулятивных и аккумулятивно-элювиальных заболоченных котловин и их склонов с умеренным блюдцевым или линейным термокарстом по решетке повторно-жильных льдов, включающая в себя подгруппы А(*6*) и Б(*7*), характеризуется низким видовым богатством, ведущей ролью сем. *Cyperaceae* и родов *Salix*, *Ranunculus*, *Eriophorum*, обилием гипоарктических и бореальных болотных видов (особенно циркумполярных). Активные виды преобладают, но эвритопных меньше, чем в мезофильных плакорных парциальных флорах, несколько возрастает доля стенотопных видов за счет гигрофитов (*Eriophorum russeolum*, *Carex chordorrhiza*, *Luzula wahlenbergii*). В ПФ *7* наиболее представлены виды высокой парциальной активности, в основном за счет специализации условий,

## ТАБЛИЦА 2

Характеристика парциальных флор обследованных урочищ (в порядке размещения их на рис. 1, 2)

| Ступени разбивки дендрита (см. рис. 1, 2) | | | | Номер парциальной флоры | Видовое богатство | | Ведущие таксономические группы (по-порядку) | | Доля географических групп в парциальной флоре, % | | | Доля видов разной амплитуды в парциальной флоре, % | | Соотношение видов высокой и низкой активности | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | абсолютное | доля от конкретной флоры, % | семейства | роды | арктической | гипоарктической | бореальной | эври- и гемиэвритопных | стенотопных | ландшафтной | парциальной |
| | | | | | | | Конкретная флора ландшафта 1 | | | | | | | | |
| $M_I$ | I | 1 | | *1* | 62 | 34 | 1. *Poaceae*<br>2, 3. *Brassicaceae*+*Caryophyllaceae* | 1—3. *Draba, Poa, Saxifraga* | 79 | 16 | 5 | 62 | 11 | 5:5 | 3:7 |
| | | 2 | А | 2 | 78 | 43 | 1. *Poaceae*<br>2. *Brassicaceae*<br>3. *Caryophyllaceae* | 1. *Draba* | 75 | 20 | 5 | 70 | 3 | 6:4 | 4:6 |
| | | | Б | *3* | 68 | 37 | То же | 1, 2. *Draba, Salix* | 71 | 22 | 7 | 83 | 3 | 6:4 | 5:5 |
| | | | | *5* | 67 | 37 | » » | 1, 2. *Salix, Saxifraga* | 67 | 19 | 14 | 82 | 2 | 6:4 | 5:5 |
| | | | | *4* | 53 | 29 | 1. *Poaceae*<br>2. *Cyperaceae* | То же | 68 | 23 | 8 | 94 | — | 8:2 | 6:4 |
| | | 3 | А | *6* | 55 | 30 | 1, 2. *Cyperaceae*+*Poaceae*<br>3. *Ranunculaceae* | 1, 2. *Salix, Ranunculus* | 58 | 29 | 13 | 78 | 2 | 7:3 | 4:6 |
| | | | Б | *7* | 57 | 31 | 1, 2. *Cyperaceae*+*Poaceae*<br>3. *Salicaceae* | 1, 2. *Salix, Eriophorum* | 57 | 27 | 16 | 67 | 9 | 7:3 | 6:4 |
| | II | 4 | | *8* | 49 | 27 | 1—3. *Cyperaceae*+*Poaceae*+*Ranunculaceae* | 1. *Ranunculus* | 66 | 18 | 16 | 59 | 10 | 4:6 | 5:5 |
| | III | 5 | | *10* | 92 | 52 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Saxifragaceae* | 1. *Saxifraga* | 70 | 21 | 9 | 61 | 2 | 4:6 | 3:7 |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Ступени разбивки дендрита (см. рис. 1, 2) | | | | Номер парциальной флоры | Видовое богатство | | Ведущие таксономические группы (по-порядку) | | Доля географических групп в парциальной флоре, % | | | Доля видов разной амплитуды в парциальной флоре, % | | Соотношение видов высокой и низкой активности | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | абсолютное | доля от конкретной флоры, % | семейства | роды | арктической | гипоарктической | бореальной | эври- и гемиэвритопных | стенотопных | ландшафтной | парциальной |
| | | 6 | А | *9* | 121 | 66 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Ranunculaceae* | 1, 2. *Pedicularis, Ranunculus* | 70 | 19 | 10 | 53 | 7 | 4:6 | 4:6 |
| | | | Б | *11* | 146 | 80 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Caryophyllaceae* | То же | 66 | 23 | 11 | 43 | 20 | 3:7 | 3:7 |
| | | | | *12* | 134 | 74 | То же | 1—3. *Poa, Saxifraga, Pedicularis* | 66 | 21 | 12 | 42 | 21 | 3:7 | 3:7 |
| | | | | *13* | 64 | 35 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Brassicaceae* | 1. *Poa* | 66 | 25 | 9 | 43 | 24 | 3:7 | 3:7 |
| Конкретная флора ландшафта 2 | | | | | | | | | | | | | | | |
| М$_{I}$ | I | 1 | | *15* | 67 | 32 | 1. *Poaceae*<br>2. *Cyperaceae*<br>3. *Scrophulariaceae* | 1—3. *Carex, Salix, Pedicularis* | 72 | 15 | 13 | 69 | 8 | 7:3 | 3:7 |
| | | 2 | А | *24* | 61 | 29 | 1. *Poaceae*<br>2. *Cyperaceae*<br>3. *Saxifragaceae* | 1, 2. *Saxifraga, Salix* | 66 | 22 | 12 | 67 | 1 | 7:3 | 5:5 |
| | | | Б | *25* | 62 | 29 | 1. *Cyperaceae*<br>2. *Poaceae*<br>3. *Ranunculaceae* | 1—3. *Eriophorum, Salix, Carex* | 58 | 26 | 16 | 58 | 10 | 7:3 | 6:4 |
| | | | | *18* | 65 | 31 | То же | 1, 2. *Ranunculus, Eriophorum* | 59 | 25 | 16 | 52 | 15 | 7:3 | 6:4 |

**ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)**

| Ступени разбивки дендрита (см. рис. 1, 2) | | | | Номер парциальной флоры | Видовое богатство | | Ведущие таксономические группы (по-порядку) | | Доля географических групп в парциальной флоре, % | | | Доля видов разной амплитуды в парциальной флоре, % | | Соотношение видов высокой и низкой активности | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | абсолютное | доля от конкретной флоры, % | семейства | роды | арктической | гипоарктической | бореальной | эври- и гемиэвритопных | стенотопных | ландшафтной | парциальной |
| | II | 3 | | *23* | 73 | 34 | 1. *Poaceae*<br>2, 3. *Brassicaceae*+*Saxifragaceae* | 1. *Saxifraga* | 84 | 8 | 8 | 62 | 8 | 5:5 | 5:5 |
| | III | 4 | | *17* | 86 | 41 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Caryophyllaceae* | 1, 2. *Pedicularis, Salix* | 65 | 24 | 11 | 50 | 1 | 7:3 | 6:4 |
| | | 5 | А | *21* | 102 | 48 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Caryophyllaceae*+*Saxifragaceae* | 1. *Saxifraga* | 76 | 14 | 10 | 50 | 17 | 5:5 | 7:3 |
| | | | Б | *20* | 101 | 48 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Caryophyllaceae* | 1. *Poa* | 73 | 17 | 10 | 45 | 18 | 5:5 | 5:5 |
| | | 6 | | *16* | 107 | 51 | То же | 1, 2. *Pedicularis, Salix* | 66 | 23 | 11 | 51 | 14 | 5:5 | 4:6 |
| | | 7 | А | *22* | 100 | 47 | » » | 1, 2. *Poa, Saxifraga* | 74 | 18 | 7 | 54 | 8 | 5:5 | 7:3 |
| | | | Б | *19* | 106 | 50 | » » | 1, 2. *Poa, Pedicularis* | 68 | 22 | 10 | 48 | 12 | 7:3 | 6:4 |
| | | 8 | | *26* | 92 | 44 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Ranunculaceae* | 1. *Ranunculus* | 66 | 22 | 13 | 58 | 5 | 6:4 | 5:5 |
| | | | | *27* | 123 | 62 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Ranunculaceae*+*Caryophyllaceae* | 1. *Pedicularis* | 69 | 22 | 10 | 51 | 6 | 6:4 | 4:6 |
| $M_2$ | | | | *14* | 58 | 27 | 1. *Poaceae*<br>2. *Asteraceae*<br>3. *Cyperaceae* | 1. *Poa* | 61 | 26 | 12 | 43 | 22 | 4:6 | 2:8 |

при которой случайные виды выпадают. Растительность мохово-травяная и моховая, почвы тундровые болотные.

Подмассив II (группа 4) соответствует одной гигрофильной ПФ *8* — урочища, сформированного совместным действием криогенных (глубокий термокарст по решетке повторно-жильных льдов) и некриогенных (русловая эрозия) процессов, близкой к парциальным флорам группы *3*, с минимальным видовым богатством, ведущей ролью семейств *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae* и рода *Ranunculus*. В географическом спектре обильны арктобореальные циркумполярные гигрофильные болотные виды. Растительность относится к травяному типу, почвы тундровые болотные. Увлажнение максимальное, заснеженность высокая.

Подмассив III объединяет парциальные флоры сложных урочищ, испытывающих сильное воздействие некриогенных процессов. Эти флоры характеризуются высоким видовым богатством, господством семейств *Poaceae* и *Asteraceae*, родов *Saxifraga*, *Poa*, *Pedicularis*, *Ranunculus* в разных сочетаниях, преобладанием неактивных видов над активными. На уровне 61—70 % подмассив III делится на 2 группы.

5. Мезофильно-гигромезофильная ПФ *10* (урочища, образованного под действием термоденудации) отличается наименьшим среди флор данного подмассива видовым богатством, наибольшей долей эвритопных видов и наименьшей — стенотопных. Она имеет переходный характер к парциальным флорам, отнесенным к подмассиву I, что выражается в одинаковом участии как тундровых (*Lagotis minor*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. hirculus* и др.), так и лугово-кустарниковых (*Poa alpigena*, виды рода *Taraxacum*) и нивальных (*Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*) видов.

6. Группа богатых парциальных флор сложных урочищ, сформированных эрозионными и русловыми процессами; далее подразделяется на 2 подгруппы. Подгруппа Б (парциальные флоры *11* и *12*) отличается наибольшим среди флор подмассива видовым богатством, доля криофитов и эвритопных видов немного меньше, чем в ПФ *10*, много (около 20 %) стенотопных эрозиофильных видов (виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Arabidopsis bursifolia*, *Poa glauca*); резко преобладают виды низкой ценотической (как ландшафтной, так и парциальной) активности. Подгруппе А соответствует ПФ *9*, отличающаяся отсутствием рода *Saxifraga* в составе господствующих, несколько иным географическим спектром, большей долей видов высокой парциальной активности (*Salix lanata*, *S. polaris*, *Ranunculus borealis* и др.) и меньшей — стенотопных, что соответствует сформированности экотопа и менее интенсивной эрозии.

Массив $M_2$ включает в себя только одну крайне специализированную ПФ *13*, близкую к парциальным флорам *11*, *12* (подгруппа 6Б), что подчеркивается высоким значением меры включения. Для ПФ *13* характерны преобладание сем. *Poaceae* и рода *Poa*, наибольшая доля эрозиофильных стенотопных видов, а также видов низкой ландшафтной и парциальной активности. Только здесь встречены горные петрофильные виды *Erysimum pallasii* и *Silene paucifolia*.

Большинство парциальных флор КФ2 (рис. 2) связано на уровне более 50 % (массив $M_1$), кроме ПФ *14*, несформированного урочища низкой поймы (массив $M_2$), с экстремальным проявлением некриогенной (русловой) эрозии. Как и у ПФ *13*, специфика ПФ *14* заключается в максимальном участии стенотопных видов, преобладании асоциальных видов низкой активности, ведущей роли сем. *Poaceae* и рода *Poa*. Массив $M_1$ делится на 3 подмассива, также соответствующих парциальным флорам урочищ с господством криогенных, некриогенных процессов и их совокупности.

Подмассив I объединяет парциальные флоры урочищ, в которых идут криогенные процессы (развитие повторно-жильных льдов), расположенных по градиенту увлажнения. Для этих парциальных флор характерны относительно низкое видовое богатство, преобладание в разных соотношениях семейств *Cyperaceae* и *Poaceae*, высокое разнообразие представителей родов *Carex*, *Salix*, *Eriophorum*, значительное участие гипоарктических и бореальных видов. Подмассив I делится на 2 группы в соответствии со стадиями и интенсивностью процессов, типами растительности и почв.

1. ПФ *15*, аккумулятивно-элювиального урочища, где рост повторно-жильных льдов находится на начальных стадиях, растительность кустарниковая, почвы аллювиальные болотные. Специфика ПФ *15*, сближающая ее с ПФ *23* (подмассив II), — наибольшее в пределах подмассива видовое богатство и наличие рода *Pedicularis* в группе ведущих родов, сочетание лугово-кустарниковых и болотных видов (*Petasites frigidus*, *Calamagrostis groenlandica*, *Salix glauca*, *Polemonium acutiflorum*). В то же время ПФ *15* свойственна ведущая роль криофитов, эвритопных видов и видов низкой парциальной активности.

2. Группа парциальных флор элювиально-аккумулятивных болотных урочищ, соответствующих стадии консервации повторно-жильных льдов и разрушения их термокарстом, делится на 2 подгруппы. Подгруппа А соответствует одной ПФ *24* (кустарниково-моховые комплексы на тундровых глеевых и тундровых болотных почвах), в которой господствуют семейства *Poaceae* и *Cyperaceae*, роды *Saxifraga* и *Salix*, несколько выше (по сравнению с ПФ *15*) доля тундровых эвритопных видов при полном отсутствии стенотопных. Подгруппа Б объединяет ПФ *25* и ПФ *18* (комплексы кустарниково-моховой и травяно-моховой растительности на тундровых болотных почвах), им свойственны усиление роли болотных видов родов *Ranunculus*, *Carex* и особенно *Eriophorum*; выход на передовые позиции семейств *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*; малая доля криофитов и большая — стенотопных видов, особенно в ПФ *18*, где отмечены нигде более не встреченные *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Ranunculus pallasii*. В целом для флор группы 2 можно отметить значительную роль гипоарктических (особенно циркумполярных) видов, а также видов высокой парциальной активности.

Подмассив II (группа 3) включает в себя одну ПФ *23*, урочища, в котором идут и криогенные (нивация), и некриогенные (оползни, осыпи) процессы. Специфика его состоит в сочетании сильной заснеженности (с медленным таянием) и холодного микроклимата. Кустарничково-моховые сообщества более близки к зональным группировкам Л1, чем к долинным, почвы тундровые дерновые. ПФ *23* обособлена таксономически (преобладают семейства *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*; род *Saxifraga*) и географически (наиболее высокая доля криофитов — 82 %).

В подмассив III, наиболее обширный, отнесено 8 парциальных флор урочищ некриогенного генезиса. Все урочища занимают элювиальные и трансэлювиальные позиции или относятся к сложным урочищам водотоков с господством последних. Растительность здесь травяная, кустарниковая, кустарничковая, но мхи нигде эдификаторами не являются. Видовое богатство высокое. В таксономическом спектре на первых позициях стоят семейства *Poaceae* и *Asteraceae*. В географическом отношении преобладают криофиты (циркумполярные и сибирские). На уровне сходства 61—70 % подмассив III можно разделить на 4 группы.

4. ПФ *17* (урочища с кустарниковой растительностью на аллювиальных дерновых почвах; современные морфогенетические процессы законсервированы). Отсутствие нанорельефа и экологическая однородность обусловливают низкую видовую насыщенность ПФ *17*, господство активных видов (луговых и болотных) и практически отсутствие стенотопных. По ряду признаков ПФ *17* занимает как бы промежуточное положение между двумя «ветвями» дендрита — «болотной» и «лугово-кустарниковой».

5. Парциальные флоры урочищ со слабым проявлением современных процессов (*20*, *21*). Растительность травяно-кустарничковая, почвы тундровые дерновые. Обе парциальные флоры мезоксерофильно-термофильные, близкие по составу, сходство между ними, однако, составляет менее 80 %, что дает основание для их разделения. В ПФ *20* (подгруппа 5Б) господствует род *Poa*, в ПФ *21* (подгруппа 5А) — *Saxifraga*, что связано, видимо, с субнивальным характером урочища. Специфика группы — обилие факультативно-псаммофильных стенотопных видов, многие из которых вообще отмечены только здесь (*Calamagrostis lapponica*, *Carex melanocarpa*, *Tofieldia coccinea*, *Thymus extremus*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina* и др.).

6. ПФ *16* (урочища, подверженного сильной ветровой и водной эрозии) имеет, как и предыдущие, криомезоксерофитный характер вследствие «континентальности» микроклимата — сочетания слабой заснеженности и летнего тепла. Растительность травяная или кустарниковая, почвы аллювиальные дерновые. Таксономически и географически ПФ *16* близка к ПФ *17*, но отличается от последней меньшей долей активных видов и обилием стенотопных (*Polygonum riparium*, *Arabis septentrionalis*, *Poa sublanata*, *Rumex graminifolius* и др.).

7. Группа включает в себя ПФ *22* и ПФ *19* (трансэлювиальных урочищ с сильным проявлением некриогенных процессов). Растительность кустарниковая и травяная, почвы тундровые дерновые. Парциальные флоры имеют ксеромезофитный термофильный характер благодаря оптимальным условиям заснеженности и летних температур. Группа 7 разделяется на подгруппы (по ведущим родам): ПФ *22* — *Saxifraga* (подгруппа 7А), ПФ *19* — *Pedicularis* и *Poa* (подгруппа 7Б); в подгруппе 7Б ниже доля криофитов, намного больше активных видов, но больше и стенотопных (*Castilleja rubra*, виды рода *Cochlearia*, *Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella*).

8. Группа объединяет ПФ *27* и ПФ *26* (сложных урочищ, сформированных русловыми процессами). Господство луговых видов, ведущая роль родов *Ranunculus*, *Pedicularis* и *Salix* подчеркивают интразональный характер этих флор. Они различаются между собой только видовым богатством; ПФ *26* почти полностью включается в ПФ *27*, что дает повод к их объединению.

Таким образом, прослеживается зависимость объединения парциальных флор на разных уровнях сходства от общности условий заселенных ими урочищ. Наиболее тесно связаны парциальные флоры урочищ, имеющих максимальное сходство экотопов по гидротермическим факторам, что обусловливает близкий характер растительности и единый почвообразовательный процесс. Таких парциальных флор со сходством более 80 % немного — это *3*, *5*, *4* и *11*, *12* в Л1; *25*, *18* и *27*, *26* в Л2. Группы, в которые они объединяются на следующем уровне, соответствуют ведущему морфогенетическому процессу и стадии (степени) его проявления. Дальнейшее объединение в подмассивы соответствует совокупности урочищ, сформированных процессами единого генезиса: криогенными, некриогенными или теми и другими вместе. На уровне сходства более 50 % в одну совокупность объединяются практически все парциальные флоры, кроме таковых урочищ, находящихся в условиях экстремального воздействия экзогенных факторов (ПФ *13*, ПФ *14*).

Анализ коэффициентов сходства между парциальными флорами обоих ландшафтов показал, что они очень высоки для урочищ-аналогов, сформировавшихся под действием одних и тех же процессов в разных ландшафтах (*9* и *27*, *7* и *25*, *10* и *23*). Наиболее специфичны для своего ландшафта парциальные флоры *1* и *13* (КФ1); *14*, *16*, *20*, *21* (КФ2), т. е. парциальные флоры экотопов, генезис и связанные с ним экологические условия которых тесно сопряжены со спецификой своего ландшафта. На основе единой матрицы сходства и мер включения построен дендрит для всего массива парциальных флор (рис. 3). Обращает на себя внимание то, что его основу составляют парциальные флоры более сформированного и зрелого Л1, а таковые Л2 либо добавляются в выделенные группы в качестве аналогов (овражно-деллевая, болотная, эрозионно-русловая), либо причленяются к отдельным ПФ-аналогам Л1, образуя далее самостоятельные ветви (*22*, *21*).

При построении схемы мы хотели подчеркнуть сходство парциальных флор урочищ-аналогов. В результате выявилось несколько ветвей, составленных генетически сходными экотопами обоих ландшафтов («криогенными», «некриогенными» и «смешанными»), имеющих единый тип растительности и почвообразовательного процесса. «Криогенная» ветвь (А) представляет собой цепочку парциальных флор урочищ, расположенных в порядке изменения механического состава верхнего горизонта почвы (песок—щебень—глина—суглинок—торф) и увеличения увлажнения; мы разделили ее на два уровня. Верхний (а) составлен парциальными флорами урочищ, криогенных по происхождению, но с отсутствием современных проявлений криогенеза и постоянной снежной корразией. Сюда входят парциальные флоры обоих

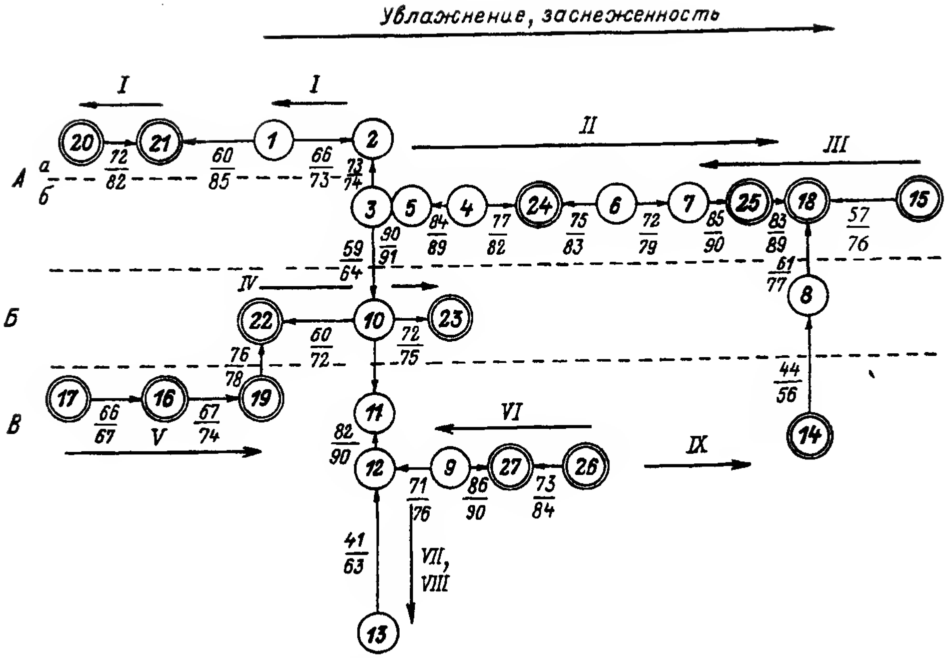


Рис. 3. Оптимальный дендрит сходства для всего массива парциальных флор.

Парциальные флоры: *А* — урочищ криогенного генезиса (*а* — криогенные процессы заторможены, урочища подвержены снежной корразии; *б* — криогенные процессы активны); *Б* — урочищ, где активны оба типа процессов; *В* — урочищ некриогенного генезиса. Простой кружок — парциальные флоры КФ1, двойной — парциальные флоры КФ2. Морфогенетические процессы: *I* — снежная корразия, *II* — термокарст, *III* — развитие повторно-жильных льдов, *IV* — нивация, *V* — береговая эрозия, *VI* — русловая эрозия, *VII* — термоэрозия, *VIII* — зоогенный пресс, *IX* — седиментация. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ландшафтов, наиболее специализированные и, по-видимому, наименее изменившиеся со времени начала их формирования, как и их экотопы. Для экотопов этого уровня характерно преобладание кустарничков и почвы дернового ряда. Нижний уровень (б) соответствует урочищам с активным современным криогенезом (в основном термокарстом и развитием повторно-жильных льдов), моховыми тундрами и глеевыми почвами. Это цепочка парциальных флор, описанных выше, тесно увязанная по ряду общих для обоих ландшафтов признаков; при увеличении увлажнения связи между урочищами-аналогами становятся более тесными. В парциальных флорах уровня «а» сочетаются тундровые и луговые мезофильные виды, в них наибольшую ценотическую активность имеют *Dryas punctata*, виды *Minuartia*, *Luzula confusa*, *Cassiope tetragona*; только здесь отмечены *Saxifraga spinulosa*, *Artemisia furcata*. В парциальных флорах уровня «б» господствуют тундровые и болотные мезогигрофиты и гигрофиты (*Carex concolor*, *C. arctisibirica*, виды рода *Eriophorum*, *Betula nana*, *Salix pulchra*).

К промежуточной ветви (Б) относятся парциальные флоры термоденудационных урочищ-аналогов обоих ландшафтов с микрорельефом байджарахов (ПФ *10*, *22*, *23*), обусловливающих близкий набор луговых, нивальных и эрозиофильных видов (*Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*, *S. hyperborea*, *Draba glacialis*, виды *Ranunculus*, *Cochlearia* и др.), а также «смешанного» по генезису экотопа *8*. Наиболее богаты парциальные флоры самых теплых и сухих в этой группе экотопов с наименее активной нивацией (ПФ *22*).

«Некриогенная» ветвь (В) включает в себя 3 близкие группы: парциальные флоры урочищ с сильной и быстротекущей современной эрозией (на глинах и на песках) и умеренной русловой эрозией; особняком стоит ПФ *14*, находящаяся под особенно сильным воздействием водной эрозии. Растительность травяная или кустарниковая, почвы дерновые (аллювиальные и тундровые). Все эти парциальные флоры имеют много общих черт в таксономическом составе (преобладающие семейства и роды), в соотношении видов разной активности. Характерно наличие большой группы стенотопных эрозиофильных и луговых видов, общих для обеих конкретных флор: виды *Puccinellia*, *Elymus*, *Draba hirta*, *D. cinerea*, *Delphinium middendorffii*, *Potentilla arenosa*, *Oxytropis taimyrensis* и др. Это наиболее богатые (кроме ПФ *14*) флоры.

Ландшафтная специфика парциальных флор (наименьшие связи между близкими парциальными флорами Л1 и Л2) в наибольшей степени проявляется при отсутствии активных морфогенетических процессов (ветвь А, а). Как криогенез, так и эрозия, трансформируя среду в определенном направлении, ведут к сглаживанию различий между ландшафтами и увеличению флористического сходства между их структурными элементами (ветвь А, б).

Из проведенного сравнения очевидно, что криогенные процессы обусловливают обеднение парциальных флор, в которых остаются лишь наиболее активные тундровые и болотные виды, а некриогенные — их обогащение за счет увеличения набора микроэкотопов, создающих условия для расселения луговых, нивальных, эрозиофильных, горно-петрофильных видов (но при экстремальном проявлении наблюдается вторичное обеднение — *13*, *14*). В обоих случаях возрастает роль гипоарктических и бореальных видов, которые наиболее активно участвуют в сложении парциальных флор урочищ умеренно заснеженных, с кустарниковой растительностью, близкой к ландшафтам гипоарктического пояса, — пойменных кустарников (ПФ *17*, ПФ *16*), кустарниковых тундр умеренно заснеженных склонов (ПФ *5*, ПФ *24*), закустаренных болот (ПФ *7*, ПФ *25*). Наибольшая роль арктического элемента свойственна малозаснеженным или, напротив, холодным нивальным экотопам.

То же можно сказать и об изменении таксономических пропорций. Господство семейств *Poaceae* и *Caryophyllaceae*, родов *Poa*, *Saxifraga* в парциальных флорах высоких плакоров и террас (для Л1 здесь обильны также *Brassicaceae* и род *Draba*, а для Л2 — *Asteraceae*) исчезает при активизации термокарста и увеличении увлажнения; увеличивается сначала роль *Salicaceae*, затем *Cyperaceae* (до господства) и *Ranunculaceae* параллельно с возрастанием роли родов *Salix*, *Eriophorum*, *Ranunculus* (в Л2 также *Carex*). Для парциальных флор термоденудационных урочищ (рис. 3, *Б*) обоих ландшафтов характерно стойкое преобладание представителей рода *Saxifraga* и семейств *Saxifragaceae* и *Caryophyllaceae* (в наиболее холодной ПФ *23* — еще и *Brassicaceae*). Наконец, парциальным флорам «некриогенных» урочищ обоих ландшафтов свойственны ведущая роль семейств *Poaceae* и *Asteraceae*, значительное участие *Scrophulariaceae* и рода *Pedicularis*, а также родов *Salix* (пойма), *Poa* (эродированные участки) и *Ranunculus*.

Из-за ограниченного объема мы не можем изложить подробные результаты анализа таксономической, географической и эколого-ценотической структуры парциальных флор, надеясь на возможность отдельных публикаций.

## Выводы

1. Проведенный анализ показал выраженную специфику таксономического, географического и эколого-ценотического состава парциальных флор, хотя коэффициенты сходства между ними колеблются в широких пределах. Набор экологически и территориально обособленных урочищ отражает морфоструктуру и историю ландшафтов, а сравнение их флор дает наиболее полное представление об экотопологической структуре конкретной флоры и может служить основой для гипотез о происхождении и возрасте отдельных эколого-ценотических групп. Так, возможно, что термофильные стенотопные виды реликтовых песчаных останцов I террасы закрепились во флоре в теплый период раннего голоцена, соответственно времени формирования долины (гипоарктические *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Lychnis sibirica* и др.). Некоторые эрозиофилы отсюда мигрировали на более молодые песчаные поверхности (*Poa sublanata*, *Rumex graminifolius*, *Polygonum riparium*).

Отдельные виды, стенотопные для молодых (позднеголоценовых) поверхностей (береговые яры, овраги, выходы коренных глин), можно считать современными мигрантами (*Comastoma tenella*, *Parnassia palustris*, *Arabidopsis bursifolia*, *Erysimum pallasii*, *Silene paucifolia*), возможно, зоохорными, так как они приурочены к зверовым солонцам. Это виды более южные или горные, проникающие на север или на равнину только по специфическим экотопам. Не случайно, что их популяции существуют в местах с более глубоким протаиванием или с активными процессами деградации мерзлоты.

Следует отметить, что КФ раннеголоценового Л2 содержит вообще большее число гипоарктических и бореальных видов (40 % видов, специфичных для Л2). Это не только вышеупомянутые термоксерофильные виды, но и болотные, отсутствующие в урочищах-аналогах Л1 (*Sparganium hyperboreum*, *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *C. aquatilis*). По нашим наблюдениям, они и севернее приурочены к молодым долинным комплексам. Изолированная популяция *Oxytropis deflexa* (Л1) связана с экотонным урочищем яров (ПФ *12*), где она скорее всего также закрепилась в начале формирования долины р. Логаты. Стенотопные виды более северного, арктического, склада, напротив, сохраняются в условиях наиболее холодного урочища *1*, сохранившегося со времени таяния последнего покровного ледника (*Draba pauciflora*, *Androsace triflora*); вообще для КФ1 отмечается бóльшая активность криофитов.

2. Состав и структура парциальных флор тесно связаны с характером морфогенетических процессов, формирующих экотопы и ведущих к развитию специфических растительных сообществ и почв урочищ: 1) развивающихся в условиях постоянного криогенеза — деградации первичных позднеплейстоценовых поверхностей под воздействием термокарста и роста повторно-жильных льдов; 2) сформированных вторичными эрозионными, иногда быстротекущими процессами; 3) генетически обусловленных процессами комплексного типа.

В первом случае смена флористического состава сообществ в ходе развития процесса идет постепенно, поэтому все парциальные флоры «увязаны» в одну цепочку, соответствующую динамическому ряду эндогенных сукцессий, с взаимосвязанной динамикой растительности и мерзлоты. Это зональные урочища моховых или кустарничковых тундр, и их парциальные флоры также можно назвать зональными. По составу и структуре они ближе всего к флорам арктического типа (господствующие семейства — *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*; в гигрофильных условиях — *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*; господствующие роды — *Draba*, *Saxifraga*, в меньшей степени *Salix*, в болотных парциальных флорах — *Carex*, *Eriophorum*, *Ranunculus*). Видовое богатство — 50—80 видов (30—40 % от КФ), преобладают активные эвритопные виды. Особняком стоит группа парциальных флор реликтовых экотопов, где криогенные процессы законсервированы, они более богаты и отличаются высокой долей стенотопных видов.

Во втором случае естественное динамическое равновесие нарушается, идет быстрая деградация мерзлоты, развиваются промоины, овраги, обнажаются коренные породы. Возникают сложные интразональные урочища с преобладанием луговой и кустарниковой растительности. Их парциальные флоры отличаются по таксономической структуре (господство семейств *Poaceae*, *Asteraceae* и родов *Pedicularis*, *Salix*, *Poa*), а также по преобладанию неактивных и обилию стенотопных видов; видовое богатство — более 100 видов (50—80 % от КФ).

Двойственность морфогенеза урочищ третьей группы, сочетание моховой и травяной растительности, дерновых и глеевых почв обусловливают промежуточный характер парциальных флор, которые в зависимости от характера субстрата, инсоляции и интенсивности нивации могут быть ближе к зональным (*23*) или интразональным (*22*, *10*) по таксономической структуре, роли активных видов и видовому богатству — от 70 до 100 видов (30—50 % от КФ).

3. В ходе естественных динамических процессов изменение зональных парциальных флор идет в сторону снижения видового богатства, усиления роли гипоарктических и бореальных видов, сем. *Cyperaceae* и рода *Salix*, эвритопных видов. При

активизации вторичной некриогенной эрозии видовое богатство резко возрастает в силу увеличения набора микроэкотопов, увеличивается доля неактивных видов; при этом географический спектр не меняется, т. е. нарушение сложившейся природной системы ведет к естественному обогащению флоры за счет видов RK-стратегии и современных мигрантов.

4. Анализ состава парциальных флор урочищ разного генезиса показывает, что индикаторами активно идущих криогенных процессов служат широко распространенные тундровые и болотные виды, приобретающие в этих условиях наибольшую активность (*Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Salix pulchra* и др.), эволюционно приспособленные к постоянному воздействию криогенеза, свойственного тундрам. Индикаторы некриогенных процессов — луговые и эрозиофильные, наиболее активные в этих условиях виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Taraxacum*; *Poa glauca*, *Draba hirta*, *D. cinerea*, *Artemisia tilesii* и др. При этом почти для каждого процесса и даже его стадии можно выявить свою группу видов-индикаторов, но это не входило в задачи настоящей работы.

Мы приносим глубокую благодарность проф. В. Б. Куваеву за помощь в работе и критические замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Антропоген* Таймыра. М., 1982. 182 с.

*Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

*Заноха Л. Л.* Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1986. Т. 72. № 7. С. 925—932.

*Исаченко А. Г.* Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование М., 1965. 327 с.

*Кожевников Ю. П., Рапота В. В.* Ботанико-экологические наблюдения в восточной части гор Бырранга и смежной увалистой равнине (Таймыр) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1206—1215.

*Константинова Г. С.* Проблемы изучения взаимосвязи между ландшафтами и вечной мерзлотой // Ландшафтный сборник. М., 1973. С. 237—255.

*Матвеева Н. В.* Принципы классификации растительности тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 56—79.

*Поспелова Е. Б., Куваев В. Б., Поспелов И. Н.* Флора сосудистых растений юго-восточной части заповедника «Таймырский» (среднее течение реки Логаты) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 74—86.

*Толмачев А. И.* Флора центральной части восточного Таймыра. Ч. 1 // Тр. Полярной комиссии. Л., 1932. Вып. 8. С. 1—126.

*Хитун О. В.* Анализ экотопологической структуры двух локальных флор на Тазовском полуострове (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1561—1570.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

*Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 234 с.

*Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

*Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Московский государственный университет
Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва

Получено 11 VII 1996

## SUMMARY

The comparative analysis of 27 partial floras (PFs) which constitute concrete floras of two adjacent contrasting landscapes of plain typical tundras of the central Taimyr is given. On the basis of matrix similarity the optimal dendrites are made for PFs of each landscape and for PF in total.

The principal infralandscape units, for which PF are composed, are «natural limits» or mesoecotopes. The hierarchical conjugate groups of PF are recognised by the different extreme value of Sorensen-Czecanovsky coefficients. Three groups of ecotopes of PF formed under influence of different morphogenetic processes—cryogenic, non-cryogenic and both combined were distinguished at the level of 55—60 % similarity. PFs of ecotopes which are formed by the same process and under the similar conditions of moistening, snow cover and warmth are of closer resemblance. This pattern is shown to exist not only at the landscape but also at interlandscape level. The groups of PF here are of close floristic similarity and are similar by the species richness; they are also similar by their taxanomic structure at the level of genera and families, by the ratio of different geographical groups and of species of different ecological amplitude and activity. The species of zonal tundra and bog vegetation form the basis of poorer (55—80 taxa) Pfs of «cryogenic» ecotopes, whereas the species of intrazonal meadows and shrubs form the richer (85—146 taxa) PF of «non-cryogenic» ecotopes.

ТОМ 83 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1998, № 3

УДК 581.526.422.3 (470.2)

© Т. В. Бибикова

# КЛАССИФИКАЦИЯ ОСИНОВЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

T. V. BIBIKOVA. CLASSIFICATION OF ASPEN FORESTS IN NORTH-WEST OF RUSSIA

**Составлена классификация осиновых лесов на основе 425 геоботанических описаний, собранных в Ленинградской, Новгородской, Псковской и некоторых смежных с ними областях. На основе флористически однородных групп описаний выделено 9 растительных ассоциаций осинников, которые различаются по доминирующим видам и группам дифференциальных видов.**

На северо-западе России осиновые леса занимают около 15 % лесопокрытой площади (Ипатов, 1960). Это, как правило, производные леса, сменяющие после пожаров и рубок главным образом ельники, а в южных районах — хвойно-широколиственные и широколиственные леса. Типология осинников, как и всех мелколиственных лесов, сложна и в настоящее время, на наш взгляд, разработана недостаточно, несмотря на имеющиеся работы, посвященные классификации осиновых лесов Северо-Запада (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972).

В настоящей работе проанализировано 425 геоботанических описаний осиновых лесов, сделанных в 1976—1993 гг. на территории Ленинградской, Новгородской, Псковской и смежных с ними Вологодской, Тверской, Архангельской областей и в южной Карелии сотрудниками Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Этот набор описаний достаточно полно отражает разнообразие осиновых лесов исследуемого района.

Классификацию осиновых лесов проводили по методике, предложенной В. И. Василевичем (1985, 1995), которая включает в себя сочетание доминантного, флористического и количественных методов. Смысл этой методики заключается в том, что всю совокупность описаний разделяют на предварительные группы по доминированию определенного вида или группы экологически близких видов, а затем их флористическую однородность проверяют статистическими методами. Конечной целью являются выделение флористически однородных групп геоботанических описаний и определение их ранга.

Какой бы принцип ни был положен в основу группирования описаний, начальным звеном классификационных построений является анализ видового состава. Осиновые леса менее разнообразны в видовом отношении, чем, например, березняки, так как экологическая амплитуда осины ограничена узкими рамками. Диапазон коренных ассоциаций, сменяемых осинниками, также неширок. Осина не выносит застойного увлажнения и никогда не сменяет сухие лишайниковые и отчасти зеленомошные сосняки (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972).

Во флоре осинников господствующую роль играют виды, требовательные к богатству почвы, в том числе неморальные. Это происходит потому, что осиновые леса первоначально развиваются на богатых почвах, а опад осины значительно обогащает почву.

В исследуемой совокупности описаний большое количество видов имеет высокое постоянство, что также свидетельствует об общности флоры осиновых лесов (см. таблицу).

Характеристика ассоциаций осиновых лесов

| Дифференцирующие виды | Ассоциации осинников | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Nemoriherboso-Tremuletum | Calamagrostio arundinaceae—Tremuletum | Oxalido-Tremuletum | Myrtillo-Tremuletum | Aconito-Tremuletum | Filipendulo-Tremuletum | Calamagrostio canescentis—Tremuletum | Impatio-Tremuletum | Deschampsio-Tremuletum |
| Число описаний | 189 | 96 | 58 | 27 | 21 | 10 | 9 | 8 | 4 |
| *Aegopodium podagraria* | V 25 | III 3 | III + | I + | IV 9 | III 4 | II 1 | II + | |
| *Stellaria holostea* | IV 6 | II 2 | I + | II 1 | III 3 | III 4 | II 1 | IV 3 | II + |
| *Galeobdolon luteum* | III 5 | I + | I + | | I + | | I + | II 3 | |
| *Hepatica nobilis* | III 2 | I + | I + | I + | I + | II + | I + | II + | |
| *Pulmonaria obscura* | III 5 | I + | II 3 | I · + | III 4 | II + | | I + | II + |
| *Asarum europaeum* | III 3 | I + | I + | | I + | II + | | II 1 | II + |
| *Carex pilosa* | II + | | | | | | | | |
| *Viola mirabilis* | IV + | I + | | | I + | | | I + | |
| *Lathyrus vernus* | V 2 | II + | I + | I + | II 1 | II + | I + | II + | |
| *Galium odoratum* | II + | I + | I + | | | | | | |
| *Mercurialis perennis* | II + | I + | | | I + | | | | |
| *Rubus saxatilis* | IV 3 | V 14 | IV 5 | IV 5 | V 4 | V 4 | V 5 | III 1 | II 1 |
| *Calamagrostis arundinacea* | III 3 | V 16 | IV 1 | IV 2 | III 3 | V 3 | II + | | II 1 |
| *Convallaria majalis* | IV 1 | IV 6 | III 2 | III 1 | III 1 | IV 1 | II + | | |
| *Fragaria vesca* | III + | IV 1 | III + | III + | IV + | IV + | II + | II + | II + |
| *Pteridium aquilinum* | II 1 | III 9 | I 1 | I 1 | I + | I + | I 1 | II + | |
| *Oxalis acetosella* | IV 2 | IV 2 | V 30 | IV 2 | V 8 | V 9 | II + | V 4 | II 4 |
| *Geranium sylvaticum* | III + | III + | IV 1 | I + | III 3 | III 1 | I + | I + | |
| *Gymnocarpium dryopteris* | II + | II + | V 35 | II + | III 2 | II + | | II + | |
| *Athyrium filix-femina* | II + | II + | V 45 | I + | IV 2 | IV 1 | III + | III + | III + |
| *Equisetum sylvaticum* | I + | II + | V 5 | II + | V + | IV + | IV + | III + | V 5 |
| *Rubus idaeus* | II 1 | II + | IV 4 | I + | IV 1 | III 1 | II 1 | IV 1 | III 8 |
| *Dryopteris austriaca* | I + | | V 40 | I + | II 2 | | | I + | |
| *Vaccinium myrtillus* | II + | IV 4 | IV 2 | V 40 | IV 2 | III 1 | III 1 | | II + |
| *C. vitis-idaea* | II + | IV 1 | III 1 | V 3 | III + | III + | II 1 | | II + |
| *Lerchenfeldia flexuosa* | I + | II 1 | I + | III 1 | I + | | | | II + |

*Продолжение таблицы*

| Дифференцирующие виды | Ассоциации осинников | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Nemoriherboso-Tremuletum | Calamagrostio arundinaceae-Tremuletum | Oxalido-Tremuletum | Myrtillo-Tremuletum | Aconito-Tremuletum | Filipendulo-Tremuletum | Calamagrostio canescentis-Tremuletum | Impatio-Tremuletum | Deschampsio-Tremuletum |
| *Aconitum septentrionale* | II + | I + | III + | I + | V 37 | I + | | | |
| *Cirsium heterophyllum* | I + | II + | II + | | IV 1 | II 2 | III 1 | | |
| *Milium effusum* | II + | I + | II + | I + | IV 1 | II + | II + | II + | |
| *Paris quadrifolia* | II + | II + | III + | I + | IV + | IV + | III + | IV + | |
| *Trollius europaeus* | II + | I + | I + | I + | IV 2 | III 8 | | | |
| *Crepis paludosa* | II + | I + | I + | I + | II + | IV 9 | II 1 | | II + |
| *Filipendula ulmaria* | I + | I + | I + | | II 1 | IV 7 | II 1 | II + | II 1 |
| *Ranunculus repens* | I + | I + | II + | | | IV + | I + | I + | |
| *Geum rivale* | II + | I + | I + | I + | II + | III 5 | | III + | |
| *Calamagrostis canescens* | I + | | I + | I + | I + | II + | V 25 | | IV 5 |
| *Lysimachia vulgaris* | I + | I + | II + | I + | I + | III 1 | IV 1 | I + | III + |
| *Galium palustre* | I + | I + | I + | | I + | II + | III + | | II + |
| *Juncus effusus* | | | | | | | III + | | |
| *Impatiens noli-tangere* | I + | I + | I 1 | | | | | V 49 | |
| *Chaerophyllum aromaticum* | I + | | | | | | | V 8 | |
| *Urtica dioica* | II + | I + | II + | | I + | III 2 | | V 8 | |
| *Dryopteris filix-mas* | II + | I + | I + | I + | I 1 | | | IV 6 | |
| *Anthriscus sylvestris* | II + | I + | II + | | I + | I + | | IV 1 | II 1 |
| *Geum urbanum* | II + | I + | I + | | I + | | I + | IV + | II + |
| *Stachys sylvatica* | II + | | I + | | I + | | | IV + | |
| *Deschampsia cespitosa* | II + | III 1 | II + | II + | III + | V 2 | V 4 | IV 1 | V 25 |
| *Phragmites australis* | | | | | | | I + | | III 1 |
| *Cirsium palustre* | | | | | | | | | III + |

Примечание. Римскими цифрами обозначены классы постоянства; арабскими — среднее проективное покрытие, %.

Описания осиновых лесов были подразделены на предварительные группы по доминированию одного или группы экологически близких видов в основном травяно-кустарничкового яруса, а затем их флористическую однородность проверяли критерием Кокрена (Василевич, 1985).

Для получения более объективных данных о флористической однородности групп описаний использовали не весь видовой состав, а группы экологически сходных дифференцирующих видов, имеющих постоянство 20—70 %. Для каждой группы описаний определяли свои дифференцирующие группы видов, в пределах которых предполагаются положительные сопряженности. В тех случаях, когда группа описаний оказывается неоднородной хотя бы по одной группе дифференцирующих видов, ее делили на более мелкие на основании числа дифференциальных видов в каждом описании, а затем критерием Кокрена проверяли флористическую однородность более мелких групп.

Было выделено 18 однородных групп геоботанических описаний осиновых лесов, на основе которых проведена классификация. В некоторых случаях эти группы оказались недостаточно сильно отличающимися друг от друга по экологическим признакам, поэтому они рассматривались в качестве более мелких единиц, чем ассоциация (субассоциации, варианты).

В результате было выделено 9 растительных ассоциаций осиновых лесов (см. таблицу).

1. Nemoriherboso-Tremuletum (осинник неморальнотравный). Наиболее широко распространенная на территории Северо-Запада ассоциация, которая включает в себя около половины всех описаний осиновых лесов.

Неморальнотравные осинники развиваются на богатых почвах на месте ельников с неморальным покровом и широколиственных лесов, а по мере обогащения почвы могут возникнуть на месте ельников кисличников (Ниценко, 1972).

Эта ассоциация в пределах Северо-Запада характерна для подзоны южной тайги и подзоны хвойно-широколиственных лесов. Неморальнотравные осинники распространены по всей территории северо-запада России — от северных границ Ленинградской обл. и юга Архангельской обл. до юга Псковской обл.

Для неморальнотравных осинников характерны значительное постоянство ряда широколиственных пород деревьев (дуб, клен, липа, ясень, вяз), постоянное присутствие березы и ели. В подросте постоянна и обильна ель. Подлесок хорошо развит, наиболее обильны *Sorbus aucuparia*,[1] *Lonicera xylosteum*, *Padus avium*, *Daphne mezereum*, *Corylus avellana*. Травяной покров богат и разнообразен в видовом отношении; как правило, эти леса полидоминантны.

При общем доминировании сныти большую долю покрытия имеют *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Mercurialis perennis*, *Anemone nemorosa*.

Моховой покров разнообразен по видовому составу, но виды мхов встречаются небольшими пятнами, среднее покрытие мохового яруса 1—2 %. Наиболее часто встречаются *Mnium cuspidatum*,[2] *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachythecium salebrosum*.

Группа видов, дифференцирующих ассоциацию, состоит из неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*). Кроме этой группы видов обильны *Oxalis acetosella*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis*.

В ассоциацию включены 3 флористически однородные группы описаний, которые можно рассматривать как субассоциации: 1) осинник снытевый, 2) осинник неморальнотравный, 3) осинник волосистоосоковый. Осинник снытевый не имеет своей группы дифференциальных видов и характеризуется как бедный в экологическом отношении. Осинник неморальнотравный отличается группой дифференциальных видов, состоящей из *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Hepatica nobilis*, *Ranunculus cassubicus*, *Dryopteris filix-mas*, *Viola mirabilis*, и характеризуется как богатый по экологическим условиям.

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

[2] Латинские названия мхов приведены по определителю В. М. Мельничука (1970).

Дифференциальная группа осинника волосистоосокового состоит из *Carex pilosa*, *Lathyrus vernus*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*.

Асс. Nemoriherboso-Tremuletum имеет максимум своего распространения в южной тайге и подзоне хвойно-широколиственных лесов. Субассоциация бедных неморальнотравных осинников приурочена к более северным районам и участкам, бедным в экологическом отношении. Богатые неморальнотравные осинники развиваются на богатых почвах и широко распространены по всей территории Северо-Запада. Осинники волосистоосоковые имеют максимум своего распространения за пределами Северо-Запада. Сообщества этих лесов были встречены в Горьковской, Кировской областях, на юге Псковской обл.

Некоторые неморальнотравные осинники относятся к длительнопроизводному и устойчивопроизводному типам (Сукачев, 1964). Было высказано предположение (Григорьев, 1931; Ниценко, 1959, 1969, 1972) о том, что не все неморальнотравные осинники можно считать вторичными лесами, что местами осина в послеледниковое время сменила дуб при его отступлении к югу одновременно с елью. Особенно это относится к осинникам с развитым ярусом из *Corylus avellana* — характерного вида широколиственных лесов, в частности дубовых.

Неморальнотравные осинники встречаются в Белоруссии (Юркевич, 1960; Петровский, 1963, 1965; Юркевич, Гельтман, 1965), в Московской (Взнуздаев и др., 1969; Михайлов, 1972; Рысин и др., 1982), Воронежской (Ремезова, 1959; Ильин, 1983), Ульяновской (Благовещенский, 1951) областях, в южной Латвии (Смилга, 1986) и на Северном Кавказе (Волкович, 1983). С. Ф. Курнаев (1968) приводит осинники неморальнотравные и волосистоосоковые для средней части Русской равнины. Б. В. Гроздов (1950) в Калужской и Смоленской областях выделил осинники волосистоосоково-липовые, лещиновые с неморальным покровом и неморальнотравные осинники с дубом. В Западной Сибири отмечены осинники крупнотравные, весьма близкие по флористическому составу осинникам снытевым (Демиденко, 1978). Асс. Nemoriherboso-Tremuletum соответствует типу Populus tremula-herbae nemoralis, выделенному В. С. Ипатовым (1960) для Северо-Запада. А. А. Ниценко (1972) относил неморальнотравные осинники к типу мезофильных осинников богатых почв и подгруппе с дубравным подлеском.

2. Calamagrostio arundinaceae—Tremuletum (осинник лесновейниковый). Это также очень широко распространенная на Северо-Западе ассоциация, которая характеризуется доминированием в травяно-кустарничковом ярусе 4 видов: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Pteridium aquilinum*. Кроме них для ассоциации характерно высокое постоянство *Fragaria vesca*.

По группе дифференциальных видов (*Melica nutans*, *Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*, *Stellaria holostea*, *Paris quadrifolia*, *Viola riviniana*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*) ассоциация делится на 2 субассоциации, которые условно названы богатыми и бедными. Для богатых лесов этой ассоциации характерны высокое постоянство неморальных видов и *Oxalis acetosella*, участие широколиственных пород в древесном ярусе и подросте, для бедных — *Deschampsia cespitosa*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*.

Древостой в лесновейниковых осинниках довольно сомкнут (средняя сомкнутость 0.7).[3] Постоянно присутствует береза, в меньшей степени — ель. Из широколиственных пород встречаются *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*. В подросте доминирует ель, в некоторых сообществах ее покрытие достигает 60 %, обильна *Alnus incana*, а широколиственные породы встречаются единично. В подлеске преобладают *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Corylus avellana*. Моховой ярус отсутствует. Мхи растут неравномерно, небольшими пятнами. Наиболее постоянны *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Mnium cuspidatum*.

---

[3] Следует отметить, что для всех ассоциаций осиновых лесов средняя сомкнутость древостоя равна 0.7.

Эта ассоциация занимает более сухие местообитания, чем неморальнотравные осинники, и также характерна для южной тайги. Ниценко (1972) относил лесновейниковые осинники к 2 группам: в мезофильную группу осинников богатых почв он включил ландышевые, костяничные и вейниковые леса с большим участием *Aegopodium podagraria*, а в мезофильную группу осинников средних почв — ландышевые, вейниковые, костяничные и орляковые леса с участием *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*. В. С. Ипатов (1960) выделил 2 типа лесновейниковых осинников: Populus tremula—Calamagrostis arundinacea и Populus tremula—Calamagrostis arundinacea siccus, приблизительно соответствующие нашим богатым и бедным субассоциациям.

В литературе лесновейниковые осинники приведены для Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965) и Московской обл. (Михайлов, 1972; Рысин и др., 1982). Для Западной Сибири эту ассоциацию приводит В. П. Демиденко (1978), выделяя осинники орляковые.

3. Oxalido-Tremuletum (осинник кисличник). Ассоциация очень широко распространена на территории северо-запада России и характерна для подзоны южной тайги. Ассоциация состоит из 6 однородных групп геоботанических описаний, определенных как субассоциации:

1) богатые кисличники, характеризующиеся группой дифференциальных видов: *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris*, *Paris quadrifolia*, *Melica nutans*, *Viola riviniana*, *Convallaria majalis*, *Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*, *Pulmonaria obscura*;

2) бедные кисличники, не имеющие группы дифференциальных видов;

3) осинник кисличник с содоминированием *Athyrium filix-femina*, характеризующийся группой дифференциальных видов: *Athyrium filix-femina*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus idaeus*, которая свидетельствует о несколько более увлажненных местообитаниях;

4) осинник кисличник с содоминированием *Dryopteris austriaca*; эта субассоциация характеризуется одним дифференциальным видом *Dryopteris austriaca* и отсутствием неморальных видов;

5) осинник кисличник с содоминированием *Gymnocarpium dryopteris* (мелкопапоротниково-кисличный богатый), характиризующийся группой дифференциальных видов: *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris*, *Paris quadrifolia*, *Viola riviniana*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Aegopodium podagraria*, *Aconitum septentrionale*;

6) осинник мелкопапоротниково-кисличный бедный, для которого характерен один дифференциальный вид *Gymnocarpium dryopteris*.

Для осиновых лесов кисличников характерно высокое постоянство папоротников даже в тех сообществах, где они не являются доминантами; и наоборот, в папоротниковых лесах всегда обильна кислица. Эти виды близки по своей экологии. Близость папоротниковых лесов к кисличникам по условиям произрастания отмечал Ниценко (1972).

В древесном ярусе осинников кисличников довольно постоянна примесь ели, а подрост состоит практически из одной ели (кроме атириевых осинников, в подросте которых обильна серая ольха). Учитывая обилие ели, можно предположить, что идет процесс восстановления коренных еловых лесов. В подлеске кисличных осинников наиболее обильны *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, единичен *Corylus avellana*. Моховой ярус отсутствует, но наиболее часто небольшими латками встречается *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Максимум своей встречаемости ассоциация имеет в подзоне южной тайги, но некоторые субассоциации более характерны для южной части средней тайги (бедные кисличники, группа с *Dryopteris austriaca*, бедные мелкопапоротниковые кисличники). Богатые кисличники с неморальными видами встречаются в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Осинники кисличники описаны в Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965), где они охватывают более 50 % площади всех осиновых лесов и являются производными от ельников кисличников, реже дубрав. Они указаны также для Московской обл. (Михайлов, 1972; Ильинская и др., 1982), для Латвии (Смилга, 1986), где они составляют 62 % площади осиновых лесов, и для южной части Вологодской обл. (Гаврилов, Карпов, 1962). Б. В. Гроздов (1950) для Калужской обл. приводит осинники кисличники и кислично-папоротниковые. В Западной Сибири Демиденко (1978) выделил осинники кисличники и крупнопапоротниково-кисличные осинники. Ниценко (1972) кисличные осинники относил к двум группам типов: мезофильной группе осинников средних почв и мезофильной группе осинников богатых почв. В классификации В. С. Ипатова (1960) кисличные осинники отнесены к типу осинник кисличник, состоящему из 6 ассоциаций, и типу Populus tremula—herbae magnae, в который входят папоротниковые группы.

4. Myrtillo-Tremuletum (осинник черничник). Эта ассоциация характерна для подзоны средней тайги и распространена значительно меньше, чем, например, березняки черничники. В осинниках черничный покров в чистом виде сохраняется недолго, он представлен только в относительно молодых осинниках. При этом к чернике примешиваются виды, требовательные к богатству почвы, такие как *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*. Асс. Myrtillo-Tremuletum является, по всей видимости, короткопроизводной, довольно быстро переходящей в кисличники.

По дифференциальной группе видов (*Angelica sylvestris*, *Convallaria majalis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Stellaria holostea*, *Melica nutans*, *Viola riviniana*, *Milium effusum*) ассоциация подразделена на 2 субассоциации: черничник бедный и черничник богатый. Для ассоциации в целом характерны такие дифференциальные виды, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Lerchenfeldia flexuosa*. Древостой характеризуется постоянной примесью березы и ели. В подросте преобладает ель, она постоянна и обильна. В подлеске обильны *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Frangula alnus*. Моховой ярус более развит по сравнению с другими ассоциациями осинников. В нем преобладают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (покрытие которого достигает 20 %). Ассоциация распространена на севере и востоке Ленинградской обл., в Псковской, Новгородской областях, на юге Архангельской обл., в Карелии. Для Вологодской обл. ее также отмечали К. А. Гаврилов и В. Г. Карпов (1962), для Карелии — М. И. Виликайнен (1975), М. Ф. Яковлев и В. С. Воронова (1959). Асс. Myrtillo-Tremuletum характерна для северной Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965). В Западной Сибири ассоциация описана Демиденко (1978). Для территории Латвии Смилга (1986) выделил черничный и чернично-долгомошный типы осинников. А. А. Корчагин (1940) для северной части Печоро-Илычского заповедника (Республика Коми) приводит асс. Tremuletum-myrtillosum. В. Н. Вехов и А. Б. Георгиевский (1996) в южной части Мурманской обл. (Кандалакшский заповедник) выделили ассоциацию осинник чернично-папоротниково-разнотравный, где доминирует черника. Ниценко (1972) черничные осинники относил к группе мезофильных осинников средних почв, выделяя несколько ассоциаций, а в классификации В. С. Ипатова (1960) осинники черничники выделены в особый тип, состоящий из 4 ассоциаций.

5. Aconito-Tremuletum (осинник борцовый). Ассоциация включает в себя одну флористически однородную группу геоботанических описаний, характерна для восточной части исследуемого региона, распространена на богатых и влажных местообитаниях. Ассоциация описана на востоке Ленинградской обл., в Вологодской обл., на северо-востоке Новгородской обл.

Борцовые осинники характеризуются группой дифференциальных видов, состоящей из *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Trollius europaeus*. В древостое постоянна примесь березы, в меньшей степени — ели, единично присутствуют сосна, липа, клен. В подросте преобладает ель, но покрытие ее невелико (среднее для ассоциации — 4 %), единично в подросте присутствуют широколиственные породы (*Tilia cordata*, *Ulmus scabra*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*), они встречаются в отдельных описаниях, в основном в сообществах, описанных в Ленинградской обл. В подлеске наиболее постоянны *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Lonicera xylosteum*. Для травяно-кустарничкового яруса характерны виды богатых и влажных почв. Среднее покрытие мохового яруса 5 %, наиболее часто встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*, *Mnium cuspidatum*.

Асс. Aconito-Tremuletum характерна для подзоны южной тайги и распространена преимущественно к востоку от г. Волхова. Ниценко (1972) относил ее к группе мезофильных осинников богатых почв, в которой выделил ассоциацию осинник борцовый. Ипатов (1960) борцовые осинники отнес к типу Populus tremula—herbae magnae. Для Сибири борцовые осинники приводят Демиденко (1978) и М. А. Данилии (1982).

6. Filipendulo-Tremuletum (осинник влажнотравный). Ассоциация занимает сырые местообитания, в основном в понижениях рельефа, распространена по всей территории Северо-Запада и характерна для подзоны южной тайги. Состоит из одной флористически однородной группы описаний. Характерными видами ассоциации являются *Filipendula ulmaria*, *Crepis paludosa*, *Ranunculus repens*, *Geum rivale*. Ассоциация полидоминантна. Наряду с *Filipendula ulmaria* содоминантами в некоторых сообществах являются *Crepis paludosa*, *Trollius europaeus*, *Geum rivale*, *Cirsium heterophyllum*. В небольшом количестве присутствуют неморальные виды, постоянны *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*. В древесном ярусе присутствует примесь березы, единично встречаются широколиственные породы (дуб, вяз). Подрост преимущественно состоит из ели. В подлеске обильны *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*. Моховой ярус также отсутствует, единичны (1—2 %) *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Mnium rugicum*, пятна *Shagnum girgensohnii*.

Ниценко (1972) относил асс. Filipendulo-Tremuletum к группе гидрофильных осинников, а Ипатов (1960) выделил тип Populus tremula—Filipendula ulmaria, для которого эту ассоциацию считает наиболее характерной. На территории Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965) выделен тип осинник крапивный, куда входят и таволговые осинники. Для средней части Русской равнины Курнаев (1968) выделяет осинники гравилатные и таволговые. В Западной Сибири Демиденко (1978) таволговые осинники относит к типу Tremuleta fontinale herbosa.

7. Calamagrostio canescentis—Tremuletum (осинник серовейниковый). Сравнительно мало распространенная на Северо-Западе ассоциация. Занимает сырые и бедные местообитания с высоким стоянием грунтовых вод и отсутствием достаточного дренажа.

Ассоциация состоит из одной флористически однородной группы описаний и характеризуется высоким постоянством *Calamagrostis canescens*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium palustre*, *Juncus effusus*. Для древостоя характерно постоянство березы, для подроста — ели и серой ольхи. В подлеске преобладают *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*. Моховой ярус, как и во всех осиновых лесах, не выражен, но небольшие пятна мхов наиболее часто состоят из *Sphagnum girgensohnii*, *S. centrale*, *S. fallax*, *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*.

В классификации Ниценко (1972) серовейниковые осинники относятся к гидрофильной группе, сообщества с преобладанием *Calamagrostis canescens* выделены в самостоятельную ассоциацию, а часть из них отнесена к щучковой группе. Ипатов (1960) выделяет серовейниковые осинники в тип леса, состоящий из 8 ассоциаций. Для Белоруссии осинники серовейниковые отнесены к долгомошному типу (Юркевич, 1960; Юркевич, Гельтман, 1965).

8. Impatio-Tremuletum (осинник недотроговый). Редко встречающаяся ассоциация, описана нами на юге Псковской обл. Недотроговые осинники занимают богатые увлажненные местообитания. Ассоциация состоит из одной флористически однородной группы описаний и характеризуется группой дифференциальных видов, которая включает в себя *Impatiens noli-tangere*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Urtica dioica*, *Dryopteris filix-mas*, *Anthriscus sylvestris*, *Geum urbanum*, *Stachys sylvatica*. В древесный ярус кроме осины входят береза, ель, серая ольха, в небольшом количестве присутствуют широколиственные породы (дуб, клен). Подрост состоит из серой ольхи, ели, осины, клена, дуба. В подлеске обилен *Corylus avellana* (среднее покрытие 20 %), постоянны *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны неморальные виды. Моховой ярус отсутствует.

Асс. Impatio-Tremuletum характерна для подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. В литературе данных о недотроговых осинниках найти не удалось. Ниценко (1972), Ильинская с соавт. (1982) и Василевич (1985) выделяют недотроговые сероольшатники.

9. Deschampsio-Tremuletum (осинник щучковый). Ассоциация распространена еще меньше, чем предыдущая. Встречается на бедных и влажных местообитаниях, характерна для окраек болот, минеральных островов среди болот, описана нами в Ленинградской обл., в частности в Нижнесвирском заповеднике, в районе Ириновских торфопредприятий (Всеволожский р-н).

Дифференцирующая группа видов этой ассоциации включает в себя *Deschampsia cespitosa*, *Phragmites australis*, *Cirsium palustre*. Для ассоциации характерны виды влажных мест обитания бореальной флоры, но в незначительном количестве присутствуют неморальные виды (*Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Geum urbanum*). В древостое постоянна примесь березы, в подросте преобладает серая ольха, а в подлеске — *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*. Моховой ярус не выражен, небольшими пятнами распространены *Mnium cuspidatum*, *Climacium dendroides*, *Calliergon giganteum* и др.

В литературе эта ассоциация также редко встречается. Обычно эти осинники объединяют с серовейниковыми. Ниценко (1972) щучковые осинники относил к гидрофильной и гидрофильной олуговелой группам, а также к мезофильной олуговелой группе средних почв.

Следует отметить небольшую группу осинников хвощевых (2 сообщества с доминированием *Equisetum sylvaticum* и 1 с доминированием *E. pratense*), которые были встречены в Ленинградской обл. (на берегах рек Капши и Лемовжи и у оз. Долгое в Сланцевском р-не). Из-за слишком малой выборки сложно определить их синтаксономическую принадлежность. Эти леса распространены в основном на склонах. Это практически чистые осинники с незначительной примесью березы в древостое. В подросте также преобладает осина, подлесок практически отсутствует, а в травяно-кустарничковом ярусе обильны *Aegopodium podagraria*, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris filix-mas*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*.

Работа выполнена при поддержке программы «Биологическое разнообразие».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Благовещенский В. В.* О лесных ассоциациях с осокой волосистой в Ульяновском заволжье // Уч. зап. Ульяновского пед. ин-та. 1951. Вып. 3. С. 93—98.

*Василевич В. И.* Классификация сероольшатников Северо-Запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

*Василевич В. И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

*Вехов В. Н., Георгиевский А. Б.* Лиственные леса Ковдорского полуострова и острова Великого // Флора и растительность островов Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996. С. 114—133.

*Взнуздаев Н. А., Шахова О. В., Стукалова В. И., Черемисинов Н. А.* Опыт комплексного изучения осинников с учетом формового разнообразия осины. М., 1969. 77 с.

*Виликайнен М. И.* Фитоценологическая характеристика двух типов осинников южной Карелии и встречаемость в них лекарственных растений // Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск, 1975. С. 139—143.

*Волкович В. Б.* Осинники Северного Кавказа // Лесоведение. 1983. № 1. С. 21—28.

*Гаврилов К. А., Карпов В. Г.* Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. Ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5—118.

*Григорьев А. А.* Материалы к географии восточной окраины Ленинградского округа // Тр. геоморфологич. ин-та. 1931. Вып. 1. С. 97—168.

*Гроздов Б. В.* Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, 1950. 55 с.

*Данилин М. А.* Осиновые леса Сибири. Красноярск, 1982. 215 с.

*Демиденко В. П.* Осинники Среднего Приобья. Новосибирск, 1978. 160 с.

*Ильин А. М.* Естественное формирование осинников. Воронеж, 1983. 6 с.

*Ильинская С. А., Матвеева А. А., Речан С. П.* и др. Типы леса // Леса западного Подмосковья. М., 1982. С. 20—150.

*Ипатов В. С.* Типы осиновых лесов северо-запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. 1960. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 23—40.

*Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1940. Вып. 2. 415 с.

*Курнаев С. Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

*Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.

*Михайлов Л. Е.* Осинники. М., 1972. 120 с.

*Ниценко А. А.* Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 141 с.

*Ниценко А. А.* К истории формирования современных типов мелколиственных лесов Северо-Запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969. Том 54. № 1. С. 3—13.

*Ниценко А. А.* Типология мелколиственных лесов европейской части России. Л., 1972. 138 с.

*Петровский П. Я.* Типы и ассоциации осиновых лесов северо-восточной части БССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1963. 27 с.

*Петровский П. Я.* Изменение состава осинников в зависимости от возраста и условий произрастания // Ботан. исследования. Минск, 1965. Вып. 7. С. 106—110.

*Ремезова Г. Л.* Типы леса Воронежского заповедника // Тр. Воронежского гос. заповедника. 1959. Вып. 8. С. 187—231.

*Рысин Л. П., Вакуров А. Д., Павлова В. Ф.* Динамика древостоев в некоторых типах леса // Леса западного Подмосковья. М., 1982. С. 150—165.

*Смилга Я. Я.* Осина. Рига, 1986. 234 с.

*Сукачев В. Н.* Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. С. 458—486.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

*Юркевич И. Д.* Осинники БССР и их типология // Сб. науч. работ Ин-та лесного хозяйства. Минск, 1960. Вып. 13. С. 65—69.

*Юркевич И. Д., Гельтман В. С.* География, типология и районирование лесной растительности. Минск, 1965. 288 с.

*Яковлев Ф. С., Воронова В. С.* Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 IV 1997

## SUMMARY

The forests with the dominance of aspen in the tree layer were studied in Leningrad, Novgorod, Pskov districts and adjacent areas. They have been subdivided into 9 plant associations using floristic similarity of species groups. The plant associations of aspen forests are recognised by dominant species and groups of differential species. These associations are characterized floristically.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 561.26.781

© Т. К. Жаковщикова, Н. И. Стрельникова

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *COSCINODISCUS ANISSIMOVIAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

T. K. JACKOVSCHIKOVA, N. I. STRELNIKOVA. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND SYSTEMATIC POSITION OF *COSCINODISCUS ANISSIMOVIAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

При изучении в СЭМ ультраструктуры створок *Coscinodiscus anissimoviae* установлены отличия от рода *Coscinodiscus* и общие признаки с родом *Podosira*, что позволило предложить новую комбинацию: *Podosira anissimoviae*.

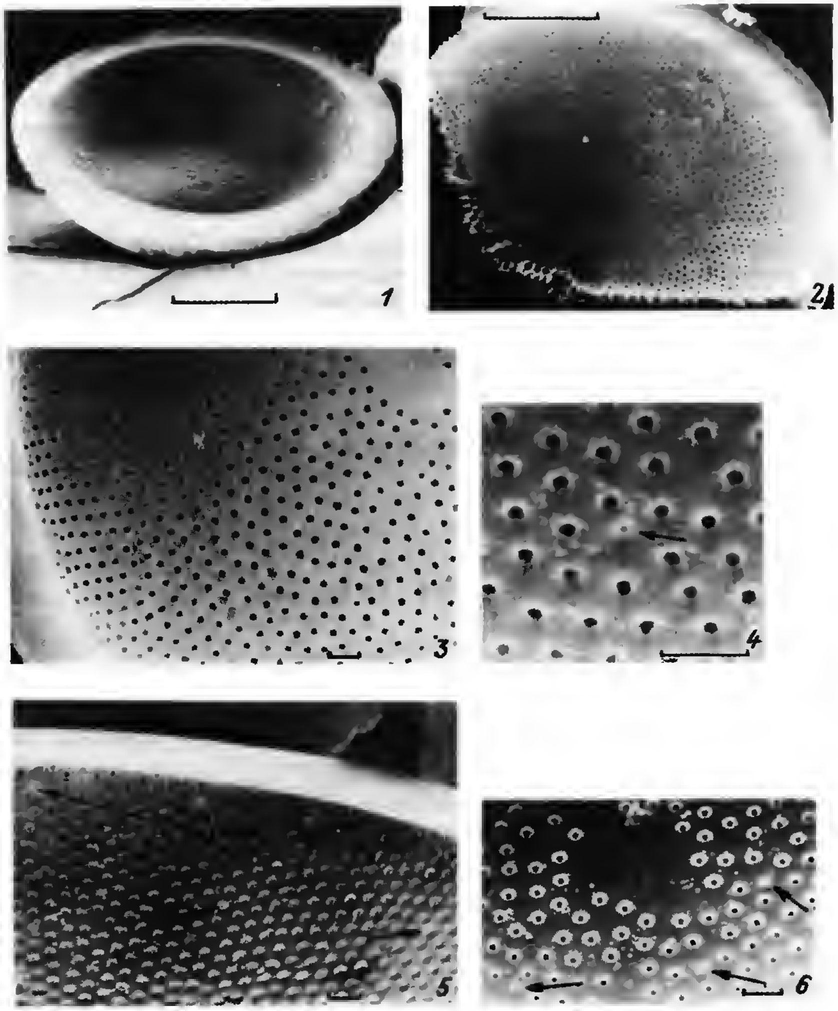
В палеогеновых отложениях Поволжья и Западной Сибири З. И. Глезер и Н. В. Рубина (1968) по наблюдениям в световом микроскопе (СМ) описали *Coscinodiscus anissimoviae* Gles. et Rub., который характеризуется сильно выпуклыми, почти полушаровидными створками с плоским отогнутым краем и структурой из нежных «точек». Авторы отмечают также на выпуклой части створки беспорядочные шипики. Этот вид цитируется в литературе под названием *Coscinodiscus micans* A. S. (Рубина, Дрознес, 1961), *Podosira* sp. (Парамонова, 1964), *Coscinodiscus* aff. *moronensis* Rattr. (Глезер, 1966). Распространение *Coscinodiscus anissimoviae* в толще палеогеновых отложений ограничено верхами палеоцена—низами эоцена (зоны Trinacria ventriculosa — Coscinodiscus uralensis).

Для уточнения систематического положения вида проведено исследование *Coscinodiscus anissimoviae* в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) марки «JEOL» JSM-35C. Материалом послужили образцы Н. И. Стрельниковой из палеогеновых отложений Западной Сибири и Поволжья (Ульяновская обл., г. Сенгилей). Препараты для СЭМ приготовлены по методике В. А. Николаева (1982), микрофотографии в СЭМ выполнены при участии Л. А. Карцевой.

При исследовании в СЭМ выявлен ряд признаков (строение и форма ареол, сплошной наружный толстый велум, мелкие двугубые выросты, расположенные беспорядочно по всей поверхности створки), по которым *C. anissimoviae* отличается от рода *Coscinodiscus* Ehr. s. str. в современном понимании. Род *Coscinodiscus* (Simonsen, 1979; Hasle, Sims, 1986; Frixell, Ashworth, 1988; Sims, 1989; Makarova, 1993) характеризуется краевым кольцом двугубых выростов или краевым кольцом мелких двугубых выростов, среди которых имеются 2 крупных выроста, расположенных под углом 100—130°. Велум наружный, тонкий, расположенный над ареолой, с пореллами различной формы (просто округлыми, вытянутыми, веретеновидными и др.), что придает ему вид ажурного кружева. Такого велума, как у *C. anissimoviae*, не выявлено ни у современных, ни у ископаемых видов рода *Coscinodiscus*. Указанные выше признаки — расположение и строение двугубых выростов, форма створки, строение и форма ареол — свойственны роду *Podosira* Ehr. (Round et al., 1990; Жаковщикова, 1995) и являются основанием для перевода *Coscinodiscus anissimoviae* в род *Podosira*.

Ниже приведено описание новой комбинации.

**Podosira anissimoviae (Gles. et Rub.) Jack. et Streln. comb. nov.** — *Coscinodiscus anissimoviae* Gles. et Rub. 1968, в Тр. Тюменск. индустр. ин-та. Геол. и хим. 1 : 153,



Внутренняя поверхность створки *Podosira anissimoviae* (СЭМ).

*1* — общий вид створки; *2, 3* — радиальные ряды фораменов в неотчетливых пучках ; *4* — двугубый вырост (стрелка); *5* — кольцо двугубых выростов по краю и отдельные на створке (стрелки); *6* — гиалиновый центр створки и двугубые выросты (стрелки). *1—6* — Ульяновская обл., г. Сенгилей, гора Граное Ухо (камышинская свита). Масштабные линейки: *1, 2* — 10 мкм; *3—6* — 1 мкм.

табл. 1, фиг. 1—6. — *Podosira* sp. Парамонова, 1964, Палеофитологич. сборн.: табл. 1, фиг. 6а, 6б.

Створки круглые, выпуклые (линзовидные или полусферические) толстостенные, с неотграниченным загибом, 34—59 мкм в диам. (по данным З. И. Глезер, до 90 мкм). Ареолы локулярные в радиальных рядах, образующих неотчетливые пучки, 14—16 рядов ареол, 12—16 ареол в ряду в 10 мкм. Локулы узкие цилиндрические, с толстым сплошным поверхностным велумом, толщина которого равна 1/3 высоты локулы. Велум с крупными крибральными порами, 2—3 поры в 1 мкм. Локулярные ареолы и мощный поверхностный велум создают впечатление двойной структуры стенки створки. На наружной поверхности из-за толстого сплошного велума ряды ареол при изучении в СЭМ не видны, а видны только сплошь покрывающие створку беспорядочно и густо расположенные крибральные поры. На внутренней поверхности локулы открываются очень узким проходом, который заканчивается фораменом. Форамены располагаются радиальными рядами и образуют неясные пучки, в центре створки имеется небольшое гиалиновое поле. Двугубые выросты мелкие, на внутренней поверхности эллиптические, без выступающей трубки, открываются щелью, на наружной поверхности — округлым отверстием. Они многочисленны, расположены без особого порядка по всей поверхности створки в рядах ареол, замещая ареолу. Краевые двугубые выросты располагаются кольцом под расширенным гиалиновым краем, внедряющимся внутрь створки и образующим узкую диафрагму (Табл. I, *1—6*; II, *1—6*; см. рисунок, *1—6*).

Тип: Поволжье, Ульяновская обл., г. Сенгилей, гора Граное Ухо, диатомиты позднего палеоцена—раннего эоцена (камышинская свита). Хранится в коллекции кафедры ботаники биолого-почвенного факультета С.-Петербургского государственного университета.

Морской вымерший вид. Поздний палеоцен—ранний эоцен. Западная Сибирь (люлинворская свита), Поволжье (камышинская свита), Калининградская обл. (самбийская свита). Указывается З. И. Глезер и Н. В. Рубиной (1968) для нижнесызранской свиты (ранний палеоцен) Ульяновской обл.

Мощным наружным велумом *Podosira anissimoviae* отличается от современных видов рода *Podosira*, например *P. hormoides* (Montagne) Kutz., у которого крибрум также наружный, сплошной, но тонкий. Возможно, толстый велум характерен для более древних форм. У неогенового (сарматского) вида *P. lozyi* Pant. также наблюдается довольно толстый сплошной велум.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-48993).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Глезер З. И.* Кремневые жгутиковые водоросли (силикофлагелаты). М.; Л., 1966. 330 с.

*Глезер З. И., Рубина Н. В.* Новый палеогеновый вид диатомовой водоросли из рода *Coscinodiscus* Ehr. // Тр. Тюменского индустриального института. Геология и химия. 1968. Вып. 1. С. 153—155.

*Жаковщикова Т. К.* Морфология некоторых видов рода *Podosira* Ehr. // Экология и география диатомовых водорослей: Тез. докл. 6-й Школы по диатомовым водорослям, Минск, 1995. С. 33.

*Николаев В. А.* К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

*Парамонова Н. В.* Материалы по диатомовым водорослям из палеогеновых отложений севера Западной Сибири // Палеофитологический сборник. Тр. Всесоюз. нефтяного н.-и. геологоразвед. ин-та (ВНИГРИ). М., 1964. С. 232—246.

*Рубина Н. В., Дрознес М. А.* Эоценовые отложения Нижнего Приобья // Решения и труды межвед. совещ. по доработке и уточнению стратиграфических схем Западно-Сибирской низменности. Л., 1961. С. 264—272.

*Fryxell G. A., Ashworth T. K.* The diatom genus *Coscinodiscus* Ehrenberg: characters having taxonomic value // Botanica Marina. 1988. Vol. 31. P. 359—374.

*Hasle G. R., Sims P. A.* The diatom genus *Coscinodiscus* Ehrenb.: *C. argus* Ehrenb. and *C. radiatus* Ehrenb. // Botanica Marina. 1986. Vol. 29. P. 305—318.

*Makarova I. V.* Morphology of some species of the genus *Coscinodiscus* Ehrenberg // Nova Hedwigia. Stutgart, 1993. Beiheft 106. S. 185—196.

*Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G.* The Diatoms. Cambridge, 1990. 747 p.

*Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71.

*Sims A.* Some cretaceous and paleogene species of *Coscinodiscus*: a micromorphological and systematic study // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 351—371.

Санкт-Петербургский государственный
университет

Получено 23 VII 1996

**УДК** 582.998 (083.72) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 3

© **А. Н. Сенников**

# НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ В РОДЕ *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*), НЕДЕЙСТВИТЕЛЬНО ОБНАРОДОВАННЫЕ А. Я. ЮКСИПОМ. НЕВАЛИДИЗИРОВАННЫЕ НАЗВАНИЯ

## A. N. SENNIKOV. NOMENCLATURAL COMBINATIONS IN THE GENUS *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) INVALIDLY PUBLISHED BY A. ÜKSIP. INVALID NAMES

Приведен список недействительно обнародованных А. Юксипом номенклатурных комбинаций в роде *Hieracium*, остающихся невалидизированными. Указаны современные названия перечисленных таксонов, в том числе 16 новых комбинаций в роде *Pilosella* и 1 в роде *Hieracium*.

Мы продолжаем обсуждение проблем номенклатуры таксонов рода *Hieracium*, начатое ранее (Сенников, 1998) публикацией перечня недействительно обнародованных А. Я. Юксипом номенклатурных комбинаций видового ранга, которые были валидизированы более поздними авторами.

В настоящей статье содержатся предложенные во «Флоре СССР» недействительно обнародованные номенклатурные комбинации Юксипа (1960), которые остались таковыми и до настоящего времени. Как и упомянутые в нашей предыдущей работе, все они являются недействительно обнародованными согласно ст. 33.2 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (МКБН),[1] так как при их обнародовании не был указан базионим, на типе которого основывается комбинация и конечный эпитет которого принимается автором комбинации в новом положении. Ссылки на протолог и автора базионима, имеющиеся в работах А. Юксипа, без указания первоначального положения таксона в системе не являются достаточным условием для действительного обнародования новой комбинации. Кроме того, некоторые комбинации были предложены в примечаниях в качестве сомнительных видов либо синонимов; помимо отсутствия цитирования базионима такие названия являются недействительно обнародованными как предварительные (ст. 34.1).

Далее в алфавитном порядке приведены предложенные Юксипом комбинации, которые сопровождаются ссылкой на текст «Флоры СССР», упоминанием особенностей обнародования (in nota, provis., pro syn.), цитированием базионима или ссылкой на опубликовавшего его автора (за исключением случаев неточного цитирования, исправляемого нами), указанием после знака равенства (=) современного названия таксона, к которому, на наш взгляд, относится рассматриваемая комбинация. В некоторых случаях в тексте номенклатурных абзацев нами предложены новые комбинации, валидизируемые ссылкой на цитируемый непосредственно перед вводимым названием базионим. Такое построение текста не противоречит ст. 33 МКБН, регламентирующей создание новых комбинаций. Особые номеклатурные ситуации оговорены в примечаниях. Настоящая работа не является критической сводкой, поэтому в отношении объема вида мы следовали Р. Н. Шлякову (1989).

Следует особо заметить, что публикация данного списка **не валидизирует** перечисленные номенклатурные комбинации, которые здесь **не принимаются** в качестве названий, рекомендуемых для употребления. Непосредственная цель этой статьи — **предотвратить** использование в таксономических и флористических работах недействительных в номенклатурном отношении названий.

*Hieracium acrochlorum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 636, in nota, comb. invalid., pro syn. — *H. prussicum* Naeg. et Peter subsp. *acrochlorum* Zahn, 1908, in Sched. Herb. Fl. Ross. 6 : 87. = *Pilosella prussica* (Fr.) F. Schultz et Sch. Bip.

---

[1] Здесь и далее номера статей МКБН приводятся по тексту «Токийского кодекса» (International code..., 1994).

*H. acrosciadium* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 512, comb. invalid., non Froel. 1838. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. acutangulum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 48, comb. invalid. — *H. biebersteinii* Litw. et Zahn subsp. *acutangulum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 20. = *H. beschtavicum* (Litw. et Zahn.) Juxip ex Sennik.

*H. akinfiewii* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 401, comb. invalid. — *H. incanum* Bieb. (non L.) subsp. *akinfiewii* Woron. et Zahn, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 13. = **Pilosella akinfiewii (Woron. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. altaicum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 598, comb. invalid. = *Pilosella altaica* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 349).

*H. alticaule* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 536, comb. invalid. — *H. brachiatum* Bertol. ex DC. subsp. *alticaule* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 184. = *Pilosella brachiata* (Bertol. ex DC.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. amauranthum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 510, comb. invalid. = *Pilosella ziziana* (Tausch) F. Schultz et Sch. Bip. (Шляков, 1989 : 360).

*H. amaurobasis* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 495, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *amaurobasis* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 188. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. amaurochlorellum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 601, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella amaurochlora* (Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 351).

*H. amnoon* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 466, comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *amnoon* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 572. = *Pilosella amnoon* (Naeg. et Peter) Schljak.

*H. amoeniceps* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 648, comb. invalid. = *Pilosella macrostolona* (G. Schneid.) Soják (Шляков, 1989 : 376).

*H. anacraspedum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 639, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. anisocephalum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 639, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. antennarioidiforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 683, comb. invalid. — *H. hoppeanum* Schult. subsp. *antennarioidiforme* Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 21 : 1. = **Pilosella antennarioidiformis (Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. apatorium* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 519, comb. invalid. = *Pilosella arvicola* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. approximabile* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 531, in nota, comb. invalid. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják (Шляков, 1989 : 364).

*H. atroviolascens* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 627, in nota, comb. invalid. provis. — *Pilosella* * *atroviolascens* Norrl. 1895, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 12, 4 : 41. = *P. floribunda* (Wimm. et Grab.) Fr.

*H. aupense* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 633 («*aupaënse*»), in nota, comb. invalid. provis. — *H. piloselliflorum* Naeg. et Peter subsp. *aupense* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 709 («*aupaënse*»). = *Pilosella apatelia* (Naeg. et Peter) Soják.

Примечание. Написание эпитета исправлено в соответствии с правилами грамматики латинского языка. Эпитет таксона дан по названию горы Aupa (Riesengebierge, Deutschland).

*H. baenitzii* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 605, comb. invalid. = *Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fr. (Шляков, 1989 : 369).

*H. barevanicum* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 399, in nota, comb. invalid. provis. — *H. incanum* Bieb. (non L.) subsp. *barevanicum* Woron. et Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 21. = *Pilosella verruculata* (Link.) Soják.

*H. basileucum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 493, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *basileucum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 189. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. botrychodes* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 449, comb. invalid. = *Pilosella botrychodes* (Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 335).

*H. brachyacron* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 639, comb. invalid. provis. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. brachyschistum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 638, comb. invalid. provis. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. brachythrix* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 494, in nota, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *brachythrix* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 6. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. branae* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 464, comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *branae* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 578. = **Pilosella branae (Naeg. et Peter) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. buhsei* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 411, comb. invalid. — *H. procerum* Fr. subsp. *buhsei* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 489. = **Pilosella buhsei (Naeg. et Peter) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. callicymum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 460, comb. invalid. = *Pilosella callicyma* (Rehm.) Schljak. (Шляков, 1989 : 336).

*H. callieri* (Oborny ex Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 505, in nota, comb. invalid. provis. — *H. euchaetium* Naeg. et Peter subsp. *callieri* Oborny ex Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 :1526. = *Pilosella euchaetia* (Naeg. et Peter) Soják.

*H. callimorphopsis* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 629, comb. invalid. = *Pilosella progenita* Norrl. (Шляков, 1989 : 373).

*H. calolepideum* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 657, comb. invalid. = *Pilosella calolepidea* (Norrl.) Schljak. (Шляков, 1989 : 354).

*H. casparyanum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 637, comb. invalid. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. caucasiciforme* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 415, comb. invalid. provis. — *H. maschukense* Litw. et Zahn subsp. *caucasiciforme* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 183. = *Pilosella maschukensis* (Litv. et Zahn) Soják.

*H. chaetodermum* (Pohle et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 661, in nota, comb. invalid. provis. — *H. aurantiacum* L. subsp. *chaetodermum* Pohle et Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13 : 110. = *Pilosella calolepidea* (Norrl.) Schljak.

*H. chloropoides* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 645, in nota, comb. invalid. provis. — *H. prussicum* Naeg et Peter subsp. *chloropoides* Rehm. 1895, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 45 : 324. = *Pilosella macrostolona* (G. Schneid.) Soják.

Примечание. Комбниация *Hieracium chloropoides* была предложена с неявиой ссылкой на базиоиим.

*H. ciniferum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 431, in nota, comb. invalid. provis. — *H. bifurcum* Bieb. subsp. *ciniferum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 3. = *Pilosella bifurca* (Bieb.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. cylindriceps* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 445, comb. invalid. = *Pilosella cylindriceps* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 334).

*H. cymanthodes* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 457, comb. invalid. — *H. bauhinii* Bess. subsp. *cymanthodes* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 5. = **Pilosella cymanthodes (Kozl. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. cymanthum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 456, comb. invalid. = *Pilosella cymantha* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 336).

*H. cymiramum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 479, comb. invalid. — *H. pannoniciforme* Litw. et Zahn subsp. *cymiramum* Schelk. et Zahn, 1913, Изв. Кавк. муз. 7 : 134. = *Pilosella pannoniciformis* (Litw. et Zahn) Soják.

*H. cymosicephalum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 514, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják ((Шляков, 1989 : 361).

*H. dmitrovense* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 537, comb. invalid. = *Pilosella brachiata* (Bertol. ex DC.) F. Schultz et Sch. Bip. (Шляков, 1989 : 365).

*H. duderhofense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 476, nom. invalid. = *H. multiglandulosum* Juxip. Specimina authentica: Prov. Leningrad, «Duderhof, in fruticetis quae ad declivia umbrosa sita sunt, 17 VII 1846 et 22 VII 1850, Kühlewein» (LE!).

Примечание. Это название не является действительно обнародованным (ст. 37.1 МКБН), поскольку А. Я. Юксип в протологе указал в качестве типа несколько гербарных образцов; согласно ст. 8.1 и 9.4 МКБН такое цитирование не считается указанием типа (= голотипа).

*H. empodistum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 449, comb. invalid. provis. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *empodistum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 659. = *Pilosella empodista* (Naeg. et Peter) Schljak.

*H. ericetorum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 440, comb. invalid., non Freyn, 1887. = *Pilosella ericetorum* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 331).

*H. erytrochristum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 520, comb. invalid. = *Pilosella arvicola* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. farinodermum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 400, comb. invalid. — *H. incanum* Bieb. (non L.) subsp. *farinodermum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 181. = **Pilosella farinoderma (Litw. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. fastigiatiforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 463, in nota, comb. invalid. provis. — *H. bauhinii* Schult. ex Bess. subsp. *fastigiatiforme* Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 4. = **Pilosella fastigiatiformis (Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. fastigiatum* (Tausch ex Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 453, comb. invalid., non Fr. 1848. = *Pilosella fastigiata* (Tausch ex Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 335).

*H. firmipes* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 645, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella macrostolona* (G. Schneid.) Soják (Шляков, 1989 : 376).

Примечание. Комбинация *Hieracium firmipes* была предложена с неявной ссылкой на базионим.

*H. floccipedunculum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 437, comb. invalid. = *Pilosella floccipeduncula* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 333).

*H. floribundiforme* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 584, comb. invalid. — *H. acrocomum* Naeg. et Peter subsp. *floribundiforme* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 710. = *Pilosella glomerata* (Froel.) Fr.

*H. floribundoides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 585, comb. invalid. = *Pilosella dubia* (L.) Fr. (Шляков, 1989 : 368).

*H. floridum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 632, comb. invalid. = *Pilosella iserana* (Uechtr.) Soják (Шляков, 1989 : 374).

*H. fominianum* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 480, comb. invalid. — *H. pannoniciforme* Litw. et Zahn subsp. *fominianum* Woron. et Zahn, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 16. = *Pilosella pannoniciformis* (Litw. et Zahn) Soják.

*H. freynii* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 417, comb. invalid. — *H. echioides* Lumn. subsp. *freynii* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 483. = **Pilosella freynii (Naeg. et Peter) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. frickii* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 431, comb. invalid. — *H. bifurcum* Bieb. subsp. *frickii* Zahn, 1913, Изв. Кавк. муз. 7 : 132. = *Pilosella bifurca* (Bieb.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. frigidellum* (Pohle et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 319, comb. invalid. — *H. silvaticum* (L.) Gouan subsp. *frigidellum* Pohle et Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13, 9 : 141. = *H. congruens* Norrl.

*H. frondosum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 676, comb. invalid. — *H. auriculiforme* Fr. subsp. *frondosum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 230. = *Pilosella schultesii* (F. Schultz) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. fulvescens* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 618, comb. invalid., non Norrl. 1888. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 371).

*H. giganticaule* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 569, comb. invalid. = *Pilosella glomerata* (Froel.) Fr. (Шляков, 1989 : 366).

*H. glomeratiforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 612, comb. invalid. = *Pilosella scandinavica* (Dahlst.) Schljak. (Шляков, 1989 : 371).

*H. glomeruliferum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 573, in nota, comb. invalid. provis. — *H. glomeratum* Froel. subsp. *glomeruliferum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 468. = *Pilosella glomerata* (Froel.) Fr.

*H. gnaphalium* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 634, comb. invalid. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 374).

*H. gorkense* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 582, in nota, comb. invalid. provis. — *Pilosella * gorkensis* Norrl. 1895, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 12, 4 : 52. = *Pilosella dubia* (L.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. gothicifrons* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 39, comb. invalid. — *H. litwinowianum* Zahn subsp. *gothicifrons* Zahn, 1912, Изв. Кавк. муз. 7 : 140. = *H. litwinowianum* Zahn.

*H. guttenfeldense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 635, comb. invalid. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. haematoglossum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 487, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *haematoglossum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 6. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. hirtelliceps* (Dahlst.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 559, in nota, comb. invalid. provis. — *H. pubescens* (Lindbl.) Dahlst. subsp. *hirtelliceps* Dahlst. 1901, Bih. Sv. Vet.-Akad. Handl., Afd. 3, 27, 13 : 20. = *Pilosella vaillantii* (Tausch) Soják.

*H. hirtulum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 519, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella arvicola* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. hispidissimum* (Rehm. ex Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 459, comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *hispidissimum* Rehm. ex Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 582, non *H. praealtum* Vill. var. *hispidissimum* Fr. 1848. = *Pilosella hispidissima* (Rehm. ex Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 336).

Примечание. Этот таксон был обнародован впервые в ранге подвида (Nägeli, Peter. 1885) со ссылкой на описание и гербарий A. Rehmann. В работе последнего (Rehmann, 1873) упоминается «*H. praealtum* var. *hispidissimum* Fr.» с пометкой «(?)», что должно означать сомнение в идентичности материала Rehmann с разновидностью E. M. Fries. Таким образом, тип *H. praealtum* var. *hispidissimum* при описании подвида *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *hispidissimum* был исключен. Отметим, что данная разновидность у Fries (1848) была введена для прямой замены четырех видовых эпитетов (*H. auriculoides* Láng, *H. asperum* Tausch, *H. sarmentosum* Froel., *H. gochnatii* C. A. Mey.), процитированных в протологе как синонимы. Следовательно, комбинация в ранге вида на основе разновидности *H. praealtum* var. *hispidissimum* Fr. будет незаконной как излишнее название.

*H. hohenackeri* (Sch. Bip. ex Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 403, comb. invalid. — *H. caucasicum* Naeg. et Peter subsp. *hohenackeri* Sch. Bip. ex Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 491. = *Pilosella hohenackeri* (Sch. Bip. ex Naeg. et Peter) Soják.

*H. hyperboreiforme* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 438, in nota, comb. invalid. — *H. panteblaston* Naeg. et Peter subsp. *hyperboreiforme* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 664. = *Pilosella subcymigera* (Peter) Soják.

*H. hypopogon* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 50, comb. invalid. — *H. biebersteinii* Litw. et Zahn subsp. *hypopogon* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 261. = *H. beschtavicum* (Litw. et Zahn) Juxip ex Sennik.

*H. ilyassowoënse* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 535, comb. invalid. — *H. brachiatum* Bertol. ex DC. subsp. *ilyassowoënse* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1456. = *Pilosella brachiata* (Bertol. ex DC.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. infidulum* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 582, in nota, comb. invalid. provis. — *Pilosella * infidula* Norrl. 1895, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 12, 4 : 59. = *P. dubia* (L.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. ingricum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 454, comb. invalid. = *Pilosella ingrica* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 338).

*H. karpinskyanum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 400, comb. invalid. — *H. incanum* Bieb. (non L.) subsp. *karpinskyanum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 493. = *Pilosella karpinskyana* (Naeg. et Peter) Schljak.

Примечание. Р. Н. Шляков (1989 : 328) при создании комбинации в роде *Pilosella* неверно указал вид, которому при первоописании был подчинен подвид C. von Nägeli и G. A. Peter: «*H. verruculatum* Link subsp. *karpinskyanum* Naeg. et Peter».

*H. kihlmanii* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 661, comb. invalid. = *Pilosella kihlmanii* Norrl. (Шляков, 1989 : 372).

*H. kochtanum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 49, comb. invalid. — *H. callichlorum* Litw. et Zahn subsp. *kochtanum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 22. = *H. beschtavicum* (Litw. et Zahn) Juxip ex Sennik.

*H. lamprocomoides* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 688, comb. invalid. — *H. hypeuryum* Naeg. et Peter subsp. *lamprocomoides* Woron. et Zahn, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 12. = **Pilosella lamprocomoides (Woron. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. lasiophorum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 493, comb. invalid. — *H. pannonicum* Naeg. et Peter subsp. *lasiophorum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 752. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. lasiothrix* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 687, comb. invalid. — *H. hypeuryum* Peter subsp. *lasiothrix* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 179. = **Pilosella lasiothrix (Naeg. et Peter) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. leopolitanum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 618, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 372).

*H. leptocaulon* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 598, comb. invalid. = *Pilosella leptocaulon* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 349).

*H. leptophyes* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 587, comb. invalid. = *Pilosella sciadophora* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 369).

*H. leptophyllum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 510, comb. invalid. — *H. zizianum* Tausch subsp. *leptophyllum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 725. = *Pilosella ziziana* (Tausch) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. leptophytomorphum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 505, comb. invalid.; V. J. Nikol. 1989, Бот. журн. 74, 7 : 1050, comb. invalid. — *H. euchaetium* Naeg. et Peter subsp. *leptophytomorphum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 191. = *Pilosella euchaetia* (Naeg. et Peter) Soják.

Примечание. В современных работах (Николаев, 1989; Czerepanov, 1995) ошибочно цитируется с авторами «Litw. et Zahn».

*H. leptothyrsoides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 555, comb. invalid. provis. — *H. cymosum* L. subsp. *leptothyrsoides* Zahn, 1911, in Sched. Herb. Fl. Ross. 7 : 93. — *Pilosella leptothyrsoides* (Zahn) Schljak. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 366, таб. 32, 7, in nota. = *P. glomerata* (Froel.) Fr.

Примечание. Комбинация *Pilosella leptothyrsoides* обнародована в примечании к «сборному виду» *P. glomerata* (Шляков, 1989) с цитированием базионима в номенклатурном абзаце *P. glomerata* среди прочих таксонов, отнесенных к этой группе микровидов, и их синонимов. Такой способ цитирования не делает недействительным обнародование новой комбинации, так как базионим оказывается недвусмысленно связанным с новым названием в соответствии со структурой этой работы, хотя и не следует непосредственно за вводимым названием в нарушение Совета 33A МКБН.

*H. leucocraspedum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 518, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella arvicola* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. levigans* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 102, comb. invalid. = *H. laevigatum* Willd. (Шляков, 1989 : 240).

*H. limbatum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 618, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 371).

*H. lipnickianum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 634, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. longatum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 620, comb. invalid. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 371).

*H. longiradiatum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 511, comb. invalid. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. lyccense* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 444, comb. invalid. = *Pilosella lyccensis* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 333).

*H. lychnaeum* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 655, comb. invalid. = *Pilosella lychnea* Norrl.

*H. macrochaetium* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 406, comb. invalid. — *H. procerum* Fr. subsp. *macrochaetium* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 489. = *Pilosella procera* (Fr.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. macrocymum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 416, comb. invalid. = *Pilosella macrocyma* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 329).

*H. macroglossum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 636, in nota, comb. invalid. provis., non Brenn. 1895. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. macroradium* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 500, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *macroradium* Zahn, 1913, Изв. Кавк. муз. 7 : 133. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. macrum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 455, comb. invalid. provis. = *Pilosella ingrica* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 338).

*H. matrense* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 537, comb. invalid. — *H. brachiatum* Bertol. ex DC. subsp. *matrense* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 632. = *Pilosella brachiata* (Bertol. ex DC.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. megalomastix* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 465, comb. invalid. = *Pilosella megalomastix* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 341).

*H. melanolepium* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 513, comb. invalid. provis. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják (Шляков, 1989 : 361).

Примечание. Комбинация *Hieracium melanolepium* была предложена с неявной ссылкой на базионим.

*H. melanophilum* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 533, in nota, comb. invalid., pro syn. — *H. leptophyton* Naeg. et Peter subsp. *melanophilum* Rehm. 1895, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 45 : 343. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják.

*H. melanopsiforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 649, comb. invalid., pro syn. = *Pilosella piloselliflora* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 374).

*H. mendelii* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 678, comb. invalid. — *H. auriculiforme* Fr. subsp. *mendelii* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 230. = *Pilosella schultesii* (F. Schultz) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. meringophorum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 662, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella stoloniflora* (Waldst. et Kit.) Fr. (Шляков, 1989 : 372).

*H. mestianum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 651, in nota, comb. invalid. provis. — *H. levieri* Peter subsp. *mestianum* Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 21 : 2. = *Pilosella levieri* (Peter) Soják.

*H. mickiewiczii* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 662, comb. invalid. = *Pilosella stoloniflora* (Waldst. et Kit.) Fr. (Шляков, 1989 : 373).

*H. micrastrum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 583, comb. invalid. = *Pilosella dubia* (L.) Fr. (Шляков, 1989 : 368).

*H. microbauhinii* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 530 («*mirobauhini*»), comb. invalid. — *H. leptophyton* Naeg. et Peter subsp. *microbauhinii* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 185. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják.

Примечание. По-видимому, C. H. Zahn выбрал этот эпитет из-за очень малых размеров растения в типовом образце.

*H. microsphaericum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 649, comb. invalid. — *H. piloselliflorum* Naeg. et Peter subsp. *microsphaericum* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1303; id. 1911, in Hieracioth. Eur. 6 : 13, nom. nud. = *Pilosella piloselliflora* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 374).

*H. mirum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 495, comb. invalid. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz (Шляков, 1989 : 360).

*H. mohrungenense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 635, comb. invalid. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. moskoviticum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 647, comb. invalid. = *Pilosella macrostolona* (G. Schneid.) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. multiceps* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 484, comb. invalid. — *H. calodon* Tausch ex Peter subsp. *multiceps* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 744. = *Pilosella calodon* (Tausch ex Peter) Soják.

*H. multifolium* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 419, comb. invalid. provis. = *Pilosella asiatica* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 329).

*H. muratovoënse* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 612, comb. invalid. = *Pilosella scandinavica* (Dahlst.) Schljak. (Шляков, 1989 : 371).

*H. murmanicola* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 194, comb. invalid., non Juxip, 1959. = *H. murmanense* Schljak. (Шляков, 1989 : 296).

*H. nematoclados* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 531, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják (Шляков, 1989 : 364).

*H. niankowiense* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 629, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella progenita* Norrl. (Шляков, 1989 : 373).

*H. ochrophyllum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 485, comb. invalid. = *Pilosella calodon* (Tausch ex Peter) Soják (Шляков, 1989 : 359).

*H. oswaldii* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 127, comb. invalid. = *H. polycomum* Dahlst. ex Norrl. (Шляков, 1966 : 279).

*H. pantepsilon* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 528, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella paragoga* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 364).

*H. papyrodes* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 625, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 372).

*H. paragogiceps* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 528, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella paragoga* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 364).

*H. parvistolonum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 449, comb. invalid. provis. = *Pilosella parvistolona* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 335).

*H. perasperum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 482, comb. invalid. — *H. calodon* Tausch ex Peter subsp. *perasperum* Zahn, 1913, Изв. Кавк. муз. 7 : 132. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. perdebile* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 537, in nota, comb. invalid. provis. — *H. brachiatum* Bertol. ex DC. subsp. *perdebile* Woron. et Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 24. = *Pilosella brachiata* (Bertol. ex DC.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. pergrandidens* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 177, comb. invalid. = *H. floccinops* (Elfstr.) Schljak. (Шляков, 1989 : 294).

*H. perichlorum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 602, in nota, comb. invalid. — *H. pratense* Tausch subsp. *perichlorum* Peter, 1893, Nachr. Ges. Wiss. Götting. 2 : 69 (n. v.); Zahn, 1911, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 9 : 16. = *Pilosella onegensis* Norrl.

*H. perileucum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 683, comb. invalid. — *H. hoppeanum* Schult. subsp. *perileucum* Schelk. et Zahn, 1913, Изв. Кавк. муз. 7 : 130. = **Pilosella perileuca (Schelk. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. permense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 422, comb. invalid. = *Pilosella collina* (Gochn.) Soják (Шляков, 1989 : 358).

*H. petunnikovii* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 638, comb. invalid. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. phrygicum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 410 («phrygium»), comb. invalid. — *H. procerum* Fr. subsp. *phrygicum* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1371, nom. superfl. = *Pilosella procera* (Fr.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. pilisquamum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 682, comb. invalid. — *H. hoppeanum* Schult. subsp. *pilisquamum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. :24. = *Pilosella pilisquama* (Naeg. et Peter) Dostál.

*H. polysarcoides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 618, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 372).

*H. procerigenum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 478, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *procerigenum* Litw. et Zahn, 1911, in Sched. Herb. Fl. Ross. 7 : 22. = **Pilosella procerigena (Litw. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

Примечание. В современной литературе ошибочно цитируется с авторами «Litw. et Zahn» (Czerepanov, 1995).

*H. prolongatum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 568, comb. invalid. = *Pilosella glomerata* (Froel.) Fr. (Шляков, 1989 : 366).

*H. pseudauricula* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 627, comb. invalid., non Heinh. ex Hoppe et Opperm. 1830. = *Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fr. (Шляков, 1989 : 371).

*H. pseudauriculoides* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 471, comb. invalid. = *Pilosella pseudauriculoides* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 339).

*H. pseudorphnodes* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 577, in nota, comb. invalid. provis., nom illeg. superfl. — *H. ambiguum* Ehrh. ex Griseb. subsp. pseudorphnodes Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1347. = *Pilosella glomerata* (Froel.) Fr.

*H. pseudothaumasium* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 463, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella pseudothaumasia* (Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 340).

*H. psilobrachion* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 534, comb. invalid. — *H. brachiatum* Bertol. ex DC. subsp. *psilobrachion* Woron. ex Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 24. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják.

*H. pskowiense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 486, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella calodon* (Tausch ex Peter) Soják (Шляков, 1989 : 359).

*H. purpureibracteum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 540, comb. invalid. — *H. leptocephalum* Naeg. et Peter subsp. *purpureibracteum* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 185. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják.

*H. purpureovittatum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 540, comb. invalid. — *H. leptophyton* Naeg. et Peter subsp. *purpureovittatum* Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 23. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják.

*H. pycnomnoon* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 513, comb. invalid. provis. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják (Шляков, 1989 : 361).

Примечание. Комбинация *Hieracium pycnomnoon* была предложена с неявной ссылкой на базионим.

*H. pycnothyrsum* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 569, comb. invalid. =*Pilosella glomerata* (Froel.) Fr. (Шляков, 1989 : 366).

*H. regelii* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 549, in nota, comb. invalid. provis. — *H. cymosum* L. subsp. *regelii* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 410. = *Pilosella vaillantii* (Tausch) Soják.

*H. regiomontanum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 609, comb. invalid. = *Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fr. (Шляков, 1989 : 369).

*H. riganum* (Syr. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 619, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 372).

Примечание. Первоописания базионима мы не видели.

*H. rojowskii* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 452, comb. invalid. = *Pilosella rojowskii* (Rehm.) Schljak. (Шляков, 1989 : 334).

*H. rubricymigerum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 565, comb. invalid. = *Pilosella roxolanica* (Rehm.) Soják (Шляков, 1989 : 365).

*H. rubrobauhinii* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 460, comb. invalid. — *H. bauhinii* Schult. subsp. *rubrobauhinii* Schelk. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 4. = **Pilosella rubrobauhinii (Schelk. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. rubropannonicum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 486, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *rubropannonicum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 186. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. rusanum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 570, comb. invalid. = *Pilosella glomerata* (Froel.) Fr. (Шляков, 1989 : 366).

*H. sabiniceps* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 499, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *sabiniceps* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 190. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. sabinopsis* (Ganesch. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 421, comb. invalid. — *H. fallax* Willd. subsp. *sabinopsis* Ganesch. et Zahn, 1912, Тр. почв.-бот. эксп. иссл. Азиатск. Росс., бот. иссл. 5 : 150. = *Pilosella collina* (Gochn.) Soják.

*H. samaricum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 560, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella samarica* (Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 348).

*H. samscharicum* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 481, in nota. — *H. pannoniciforme* Litw. et Zahn subsp. *samscharicum* Woron. et Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 25. = *Pilosella pannoniciformis* (Litw. et Zahn) Soják.

*H. sanii* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 442, comb. invalid. provis. = *Pilosella sanii* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 332).

*H. sedutrix* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 459, comb. invalid. provis. = *Pilosella sedutrix* (Rehm.) Schljak. (Шляков, 1989 : 339).

*H. semiauriculoides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 498, in nota, comb. invalid. provis. — *H. auriculoides* Láng subsp. *semiauriculoides* Zahn, 1919, Feddes Repert. 16 : 182. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. semicymigerum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 513, comb. invalid. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. semipraecox* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 492, comb. invalid. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. setigeriflorum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 494, in nota, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *setigeriflorum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 7. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. signiferum* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 548, comb. invalid. = *Pilosella signifera* Norrl. (Шляков, 1989 : 344).

*H. silvicoliforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 658, in nota, comb. invalid. — *H. fuscoatrum* Naeg. et Peter subsp. *silvicoliforme* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1267. = *Pilosella fuscoatra* (Naeg. et Peter) Soják.

Примечание. Комбинация *Hieracium silvicoliforme* была предложена с неявной ссылкой на базионим.

*H. sobrinatum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 66, comb. invalid. — *H. pseudosvaneticum* Peter subsp. *sobrinatum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 260. = *H. beschtavicum* (Litw. et Zahn) Juxip ex Sennik.

*H. spathophyllopsis* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 440, comb. invalid. provis. = *Pilosella spathophyllopsis* (Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 331).

*H. sphaleron* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 485, in nota, comb. invalid. — *H. calodon* Tausch ex Peter subsp. *sphaleron* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 745. = *Pilosella calodon* (Tausch ex Peter) Soják.

*H. stellatum* (Tausch ex Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 442, comb. invalid., non Norrl. 1888. = *Pilosella stellata* (Tausch ex Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 332).

*H. stenozon* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 649, comb. invalid. = *Pilosella piloselliflora* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 374).

*H. strictiramum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 483, comb. invalid. = *Pilosella calodon* (Tausch ex Peter) Soják (Шляков, 1989 : 359).

*H. stupposipilum* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 445, comb. invalid. — *H. florentinum* All. subsp. *stupposipilum* Woron. et Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 22. = **Pilosella stupposipila (Woron. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. subatriceps* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 677, comb. invalid. = *Pilosella schultesii* (F. Schultz) F. Schultz et Sch. Bip. (Шляков, 1989 : 376).

*H. subauricula* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 627, comb. invalid. — *H. floribundum* Wimm. et Grab. subsp. *subauricula* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 701. = *Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fr.

*H. subbauhiniiflorum* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 531, comb. invalid. — *H. leptophyton* Naeg. et Peter subsp. *subbauhiniiflorum* Woron. et Zahn, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 14. = *Pilosella mollicaulis* (Vuk.) Soják.

*H. subexcellens* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 513, comb. invalid. provis. — *H. tauschii* Zahn subsp. *subexcellens* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1501. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják.

*H. subfallaciforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 425, comb. invalid., nom superfl. = *Pilosella fallaciformis* (Litw. et Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 359).

*H. subfariniramum* (Genesch. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 268, comb. invalid. — *H. vulgatum* Fr. subsp. *subfariniramum* Ganesch. et Zahn, 1912, Тр. почв.-бот. эксп. иссл. Азиатск. Росс., бот. иссл. 5 : 512. = *H. fariniramum* (Ganesch. et Zahn) Juxip ex Sennik.

Примечание. В современной литературе (Czerepanov, 1995) ошибочно цитируется с авторами «Ganesch. et Zahn».

*H. subfiliferum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 466, comb. invalid. = *Pilosella subfilifera* (Zahn) Schljak. (Шляков, 1989 : 340).

*H. subincaniforme* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 479, in nota, comb. invalid. provis. — *H. incaniforme* Litw. et Zahn subsp. *subincaniforme* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 9. = *Pilosella incaniformis* (Litw. et Zahn) Soják.

Примечание. В современной литературе (Czerepanov, 1995) ошибочно цитируется с авторами «Kozl. et Zahn».

*H. subincomptum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 175, comb. invalid., nom. superfl. = *H. incomptum* Norrl. (Шляков, 1989 : 291).

*H. sublasiophorum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 496, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *sublasiophorum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 188. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. submirum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 497, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *submirum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 189. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. subobscuriceps* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 251, comb. invalid. — *H. irriguum* (Fr.) Dahlst. subsp. *obscuriceps* Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 26, 3 : 141. = **H. obscuriceps (Dahlst.) Schljak. ex Sennik. comb. et stat. nov.;** Schljak. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 254, comb. invalid.

*H. subpenicillatum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 514, in nota, comb. invalid. provis. — *H. tauschii* Zahn subsp. *subpenicillatum* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1501. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják.

*H. subrubellum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 539, comb. invalid. — *H. tephrocephalum* Vuk. subsp. *subrubellum* Schelk. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 5. = **Pilosella subrubella (Schelk. et Zahn) Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. substoloniferum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 467, comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *substoloniferum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 581. = *Pilosella substolonifera* (Naeg. et Peter) Soják.

*H. subswirense* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 625, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella fennica* (Norrl.) Norrl. (Шляков, 1989 : 372).

*H. subumbelliforme* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 501, comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *subumbelliforme* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1517, nom. superfl. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. subvindobonense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 432, in nota, comb. invalid. provis. — *H. bifurcum* Bieb. subsp. *subvindobonense* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 183. = *Pilosella bifurca* (Bieb.) F. Schultz et Sch. Bip.

*H. sudavicum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 609, comb. invalid. = *Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fr. (Шляков, 1989 : 369).

*H. sulphurelliforme* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 41, comb. invalid. — *H. litwinowianum* Zahn subsp. *sulphurelliforme* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 23. = *H. litwinowianum* Zahn.

*H. sulphurellum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 41, comb. invalid. — *H. litwinowianum* Zahn subsp. *sulphurellum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 22. = *H. litwinowianum* Zahn.

*H. syrjaenorum* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 547, comb. invalid. = *Pilosella syrjaenorum* Norrl. (Шляков, 1989 : 344).

*H. sysolskiense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 581, comb. invalid. — *Pilosella sysolskiensis* (Zahn) Schljak. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 368, in nota. = *Pilosella dubia* (L.) Fr. (Шляков, 1989 : 368).

*H. tabergense* (Dahlst.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 551, comb. invalid. = *Pilosella tabergensis* (Dahlst.) Schljak. (Шляков, 1989 : 345).

*H. tatrense* (Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 643, comb. invalid. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. teberdifontis* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 491 («*teberdaefontis*»), comb. invalid. — *H. auriculoides* Láng subsp. *teberdifontis* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 187 («*teberdaefontis*»). = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

Примечание. В соответствии с Советом 60 G. 1 (b) МКБН мы исправляем написание видового эпитета «*teberdaefontis*», понимая его как настоящее сложное, а не как мнимосложное слово.

*H. tenuiceps* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 482, comb. invalid. = *Pilosella calodon* (Tausch ex Peter) Soják (Шляков, 1989 : 359).

*H. tephrantheloides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 634, comb. invalid. = *Pilosella prussica* (Naeg. et Peter) Soják (Шляков, 1989 : 375).

*H. tephranthelum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 566, comb. invalid. = *Pilosella dimorphoides* Norrl. (Шляков, 1989 : 366).

*H. tephrochlorellum* (Ganesch. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 426, comb. invalid. — *H. heterodoxum* Tausch subsp. *tephrochlorellum* Ganesch. et Zahn, 1912, Тр. почв.-бот. эксп. иссл. Азиат. Росс., бот. иссл. 5 : 150. = *Pilosella collina* (Gochn.) Soják.

*H. tephropodoides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 539, in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella tephrocephala* (Vuk.) Soják (Шляков, 1989 : 365).

*H. thracicum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 498, comb. invalid. — *H. pannonicum* Naeg. et Peter subsp. *thracicum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 759. = *Pilosella auriculoides* (Láng) F. Schultz.

*H. transbalticum* (Dahlst.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 585, comb. invalid. = *Pilosella polioderma* (Dahlst.) Soják (Шляков, 1989 : 369).

*H. tricheilema* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 674, comb. invalid. = *Pilosella tricheilema* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 355).

*H. trichocymosum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 548, comb. invalid. — *H. cymosum* L. subsp. *trichocymosum* Zahn, 1908, in Sched. Herb. Fl. Ross. 6 : 81. = *Pilosella trichocymosa* (Zahn) Schljak.

*H. tweriense* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 638, comb. invalid. provis. = *Pilosella flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (Шляков, 1989 : 375).

*H. tzagwericum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 48 («*tzagwerianum*»), comb. invalid. — *H. callichlorum* Litw. et Zahn subsp. *tzagwericum* Kozl. et Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 21. = *H. beschtavicum* (Litw. et Zahn) Juxip ex Sennik.

*H. ussense* (Pohle et Zahn) Juxip, 1959, Изв. Томск. отд. ВБО, 4 : 81, in clavi, comb. invalid.; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 192, comb. invalid. = *H. taigense* Schischk. et Serg. (Шляков, 1989 : 259).

*H. variegaticeps* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 481, in nota, comb. invalid. provis. — *H. pannoniciforme* Litw. et Zahn subsp. *variegaticeps* Woron.

et Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 25. = *Pilosella pannoniciformis* (Litw. et Zahn) Soják.

*H. violaceipes* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 588, comb. invalid. = *Pilosella dubia* (L.) Fr. (Шляков, 1989 : 368).

*H. virenticeps* (Dahlst.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 265, comb. invalid., non Norrl. 1912. = *H. subvirenticeps* Schljak. (Шляков, 1989 : 276).

*H. virentisquamum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 681, comb. invalid. — *H. hoppeanum* Schult. subsp. *virentisquamum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 120. = **Pilosella virentisquama (Naeg. et Peter) Juxip ex Sennik. comb. et stat. nov.**

*H. viscidulum* (Tausch ex Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 461, comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *viscidulum* Tausch ex Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 585. — *H. bauhinii* Schult. ex Bess. var. *viscidulum* Tausch, 1828, Flora, 11, 1, Erg.-Bl. : 59, nom. invalid. = *Pilosella viscidula* (Tausch ex Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 340).

Примечание. Мы считаем все названия разновидностей, введенные J. F. Tausch (1828), недействительно обнародованными. Tausch считал, что каждый вид ястребинок способен давать определенные вариации по отдельным признакам. В этой работе он дал названия (в пределах многих видов) дескрипторам для признаков, которые несут определенные растения, а не таксонам, поскольку к одному растению (элементу таксона) у этого автора могло относиться несколько названий разновидностей. Например (Tausch, 1828 : 52): «*Hieracium Pilosella* L. α. *vulgare*; β. *angustifolium*; ε. *hirsutum* (α + β)». Эта запись означает, что в пределах разновидности *H. pilosella* var. *hirsutum* имеются две разновидности (!) var. *vulgare* и var. *angustifolium*. Возможные признаки таких «разновидностей» даны в сводной таблице, поэтому их описания иногда отсутствуют. К таким «разновидностям» Tausch сводил в синонимы и неправильные определения, и названия таксонов, действительно обнародованные ранее, если они относились к определенной вариации, характеризующейся этим признаком (Tausch, 1828 : 64): «*H. andryaloides* γ. *integrifolium*: foliis subintegerrimis α. *ovatis* (⟨...⟩ *H. saxatile* Vill.. t. 26), β. *oblongis* (*H. lawsonii* Vill. t. 26)». На наш взгляд, формально разновидности, указанные в данной работе, можно рассматривать как обнародованные с нарушением порядка рангов (разновидности, подразделенные на разновидности) (ст. 5.1, ст. 33.5 МКБН).

*H. volhynicum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 468, comb. invalid. = *Pilosella volhynica* (Naeg. et Peter) Schljak. (Шляков, 1989 : 341).

*H. wjasowoënse* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 511, comb. invalid. = *Pilosella densiflora* (Tausch) Soják (Шляков, 1989 : 361).

*H. wulkense* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 645 («*rulkense*»), in nota, comb. invalid. provis. = *Pilosella macrostolona* (G. Schneid.) Soják (Шляков, 1989 : 375).

Примечание. Комбинация *Hieracium wulkense* была предложена с неявной ссылкой на базионим.

Автор благодарен Г. Ю. Конечной за внимательное отношение, доброжелательную поддержку и ценные замечания при подготовке этой статьи, а также Т. В. Егоровой за просмотр рукописи и консультации по проблемам номенклатуры.

Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта программы «Биоразнообразие».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Николаев В. Я.* Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Pilosella* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 1040—1050.

*Сенников А. Н.* Валидизированные номенклатурные комбинации в роде *Hieracium* (*Asteraceae*), первоначально недействительно обнародованные А. Я. Юксипом // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 68—80.

*Шляков Р. Н.* Род Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора Мурманской области. М.; Л., 1966. Т. 5. С. 268—424, 427—460.

*Шляков Р. Н.* Ястребинка — *Hieracium* L., Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—379.

*Юксип А. Я.* Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. С. 1—698.

*Czerepanov S. K.* Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge, 1995. X + 516 p.

*Dahlstedt H.* Bidrag till sydöstra Sveriges (Smålands, Östergötlands och Gotlands) *Hieracium*-flora. I. *Piloselloidea* // Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1890. Bd 23. H. 15. S. 1—135.

*Fries E.* Symbolae ad historiam *Hieraciorum.* Upsaliae, 1848. 220 p.

*International* code of botanical nomenclature (Tokyo code). Adopted by the Fifteenth International botanical congress, Yokohama, August—September 1993 // Regn. Veg. 1994. Vol. 131. P. I—XVIII + 1—389.

*Nägeli C., von, Peter G. A.* Die Hieracien Mittel-Europas. Bd 1. Monographische Bearbeitung der Piloselloiden mit besonderer Berücksichtigung der mitteleuropäischen Sippen. München, 1885. 931 S.

*Rehmann A.* Diagnosen der in Galizien und in der Bukowina bisher beobachten Hieracien // Österr. Bot. Zeitschr. 1873. Bd 23. S. 81—92, 105—112, 146—155, 182—188.

*Tausch J. F.* Bemerkungen über *Hieracium* und einige verwandte Gattungen // Flora. Regensburg. 1828. 11. Jahrgang. Bd 1, Erg.-Bl. S. 49—81.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VII 1996

## SUMMARY

The list of nomenclatural combinations in the genus *Hieracium* invalidly published by A. Üksip and remained invalid now, is given. Modern valid names are cited for these taxa, among them 16 new combinations in the genus *Pilosella* and one in *Hieracium.*

---

УДК 58 : 579.862/864

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 3

© **Н. Н. Лунева, И. Г. Чухина, Е. Г. Лебедева**

# ТИПОВОЙ ГЕРБАРИЙ В ГЕРБАРНОМ ФОНДЕ ВСЕРОССИЙСКОГО ИНСТИТУТА РАСТЕНИЕВОДСТВА ИМ. Н. И. ВАВИЛОВА (WIR)

N. N. LUNEVA, I. G. CHUKHINA, E. G. LEBEDEVA. COLLECTION OF TYPE SPECIMENS IN THE HERBARIUM OF N. I. VAVILOV INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY (WIR)

Приведены данные о составе типового гербария коллекции Всероссийского института растениеводства (ВИР) и базы данных «Гербарий типов» в информационно-поисковой системе «Гербарий ВИР».

В числе крупнейших гербариев России значится и Гербарий Всероссийского института растениеводства (ВИР) им. Н. И. Вавилова (Санкт-Петербург, WIR), имеющий статус специализированного гербария мирового значения. Гербарная коллекция ВИР насчитывает около 250 000 образцов и является одной из двух существующих в мире крупных коллекций, специализирующихся на культивируемых растениях (вторая коллекция — гербарий Бейли в г. Итака, США).

Гербарий создавался одновременно с институтом, и работе с ним придавалось большое значение, поскольку, как писал Р. Э. Регель (цит. по: Гербарий..., 1969:8), «главное назначение гербария — быть хранилищем гербарных экземпляров видов, собранных авторами отдельных статей, опубликованных в „Трудах Бюро" и вошедших в эти статьи, чтобы служить документом на случай проверки приводимых в статье определений». Впоследствии Н. И. Вавилов поставил задачей создание гербария, который отражал бы систематическое и географическое разнообразие по каждой культуре. Таким образом, гербарий должен характеризовать видовой и сортовой состав коллекции ВИР.

Представители вавиловской школы, принимая вид как систему, занимались выявлением внутривидового разнообразия и изучением распределения внутривидовых форм по ареалу вида. В многочисленных экспедициях по нашей стране и за рубежом было собрано огромное количество гербарных образцов, отражающих внутривидовое разнообразие многих видов дикорастущих родичей культурных растений. Благодаря этому Гербарию ВИР удалось избежать узкой специализации, которая является практически неизбежной для учреждений прикладной ботаники. Изучение культурных растений может быть всесторонним только при одновременном изучении и их дикорастущих родичей, чтобы познать происхождение, эволюцию и потенциал изменчивости. Гербарий ВИР является достаточной базой для проведения таких исследований по многим культурам. Здесь сосредоточены самые обширные не только в России, но, по-видимому, и в мире коллекции внутривидовых форм видов таких родов, как *Malus, Prunus, Pyrus, Lupinus, Triticum, Solanum* и т. д.

Одной из составных частей гербария ВИР является коллекция номенклатурных типов. Из-за специфики исследований, сосредоточенных на внутривидовых объектах (с целью выделения перспективных для селекции форм), номенклатурные типы, представленные в коллекции ВИР, относятся в основном к таксонам внутривидового ранга. Из основного фонда выделено 182 типовых образца, из них 17 видового ранга. Это:

*Medicago sinskajae* Uljan. 1964, Новости сист. высш. раст. : 175.

*Aegilops columnaris* Zhuk. 1928, Тр. прикл. бот. ген. сел. 18, 1 : 489, рис. 26.

*A. umbellulata* Zhuk. 1928, Тр. прикл. бот. ген. сел. 18, 1 : 483, рис. 21.

*Triticum corvalanii* Rud. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 41.

*T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. 1975, Тр. прикл. бот. ген. сел. 54, 1 : 239.

*Cerasolouiseania cziczcanica* Lom. et Juschev, 1978, Бюл. ВИР, 81 : 25.

*Citrus juko* Kok. 1983, Тр. прикл. бот. ген. сел. 78 : 95.

*C. kinosu* Kok. 1983, Тр. прикл. бот. ген. сел. 78 : 99.

*C. sechen* Kok. 1983, Тр. прикл. бот. ген. сел. 78 : 100.

*C. serotina* Kok. 1983, Тр. прикл. бот. ген. сел. 78 : 97.

*C. tanaca* Kok. 1983, Тр. прикл. бот. ген. сел. 78 : 102.

*Secale iranicum* Kobyl. 1983, Тр. прикл. бот. ген. сел. 79 : 28.

*Solanum juzepczukii* Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 604.

*S. ochoanum* Lechn. 1978, Тр. прикл. бот. ген. сел. 62, 1 : 49.

*S. phurea* Juz. et. Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 604.

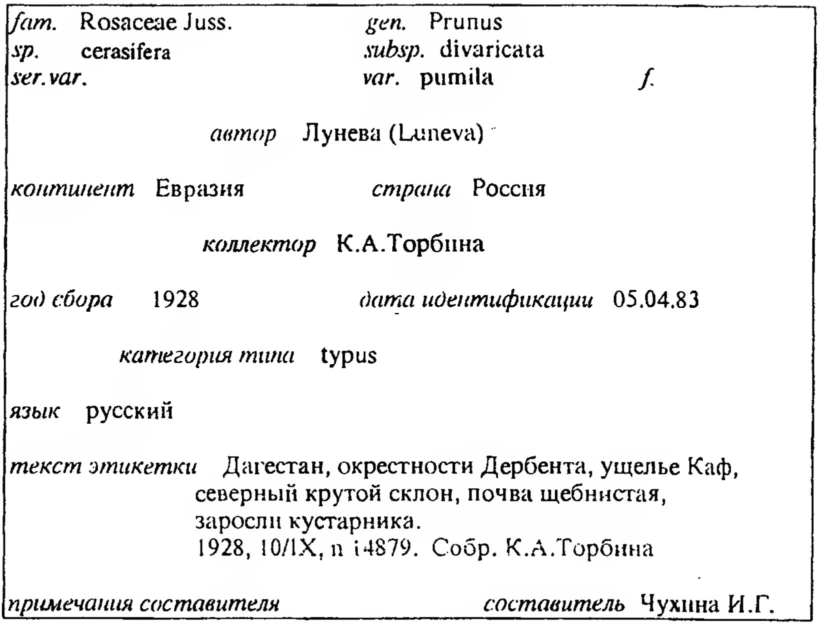
*S. stenototum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 604.

*S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 603.

Типовые образцы относятся к видам из 10 семейств: *Brassicaceae, Cannabaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Rosaceae, Rutaceae, Poaceae, Papaveraceae, Solanaceae*. Они охватывают 20 родов, из которых наибольшее число типовых образцов относится к родам *Malus* (28), *Solanum* (26), *Papaver* (25), *Ricinus* (18), *Brassica*, *Aegilops* (по 15), *Beta* (9), *Sorghum* (8).

В настоящее время в Гербарии ВИР ведутся работы по созданию компьютерной базы данных (БД) и на ее основе — разработка информационно-поисковой системы (ИПС) «Гербарий ВИР» для перевода информации, имеющейся в картотеке Гербария, в более удобную для исследователей форму (Лунева, Чухина, 1995). Одним из блоков, структура которого практически разработана, является блок «Гербарий типов». Исходными базами данных являются «Список семейств» и «Список родов», которые связаны по полям «номер семейства» и «номер рода» с блоком «Гербарий типов».

При создании исходных баз данных осуществлялся принцип отбора и дифференциации информации: вводимая в БД информация не является копией гербарной



*fam.* Rosaceae Juss. *gen.* Prunus
*sp.* cerasifera *subsp.* divaricata
*ser.var.* *var.* pumila *f.*

*автор* Лунева (Luneva)

*континент* Евразия *страна* Россия

*коллектор* К.А.Торбина

*год сбора* 1928 *дата идентификации* 05.04.83

*категория типа* typus

*язык* русский

*текст этикетки* Дагестан, окрестности Дербента, ущелье Каф,
северный крутой склон, почва щебнистая,
заросли кустарника.
1928, 10/IX, n 14879. Собр. К.А.Торбина

*примечания составителя* *составитель* Чухина И.Г.

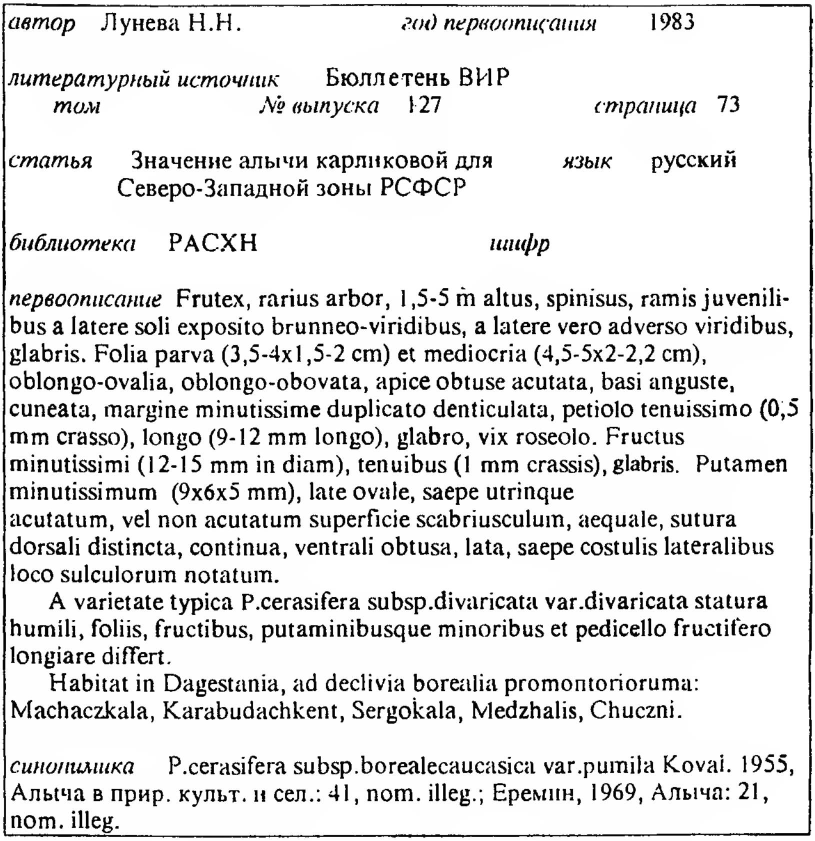
Рис. 1. Первый экран интерфейса блока «Гербарий типов».

этикетки, а содержит наиболее важную информацию о гербарном листе и дополнительную информацию о данной систематической единице. Таким образом, исключается проблема устранения недостатков этикетирования, а в БД концентрируются данные, необходимые для решения многочисленных задач.

При создании БД «Гербарий типов» предусмотрен ввод всей имеющейся на этикетке информации, а также информации, не имеющейся в тексте этикетки, но необходимой для характеристики типового образца: это сведения о первоописании (протолог) и данные о литературном источнике, где было осуществлено обнародование названия данного таксона. Исходя из этого информация интерфейса была подразделена на два последовательно развертываемых экрана (рис. 1, 2).

В блоке «Гербарий типов» разработана программа поиска, которая позволяет вести просмотр типовых экземпляров по семействам, по автору типа, по месту сбора типового образца. С помощью этой программы возможно получить информацию о количестве типов в каждом представленном семействе; о количестве типов, обнародованных каждым автором; об общем количестве типов в коллекции и распределении их по категориям.

В процессе работы с гербарием типов было выявлено, что названия очень многих внутривидовых таксонов, выделенных сотрудниками ВИР, были обнародованы в «Трудах по прикладной ботанике, генетике и селекции», в томах «Культурной флоры» и «Бюллетенях ВИР». Правила Международного кодекса ботанической номенклатуры настоятельно рекомендуют (Совет 29 А) избегать обнародования новых названий в изданиях, которые вряд ли дойдут до широкого круга ботаников. Хотя перечисленные издания не являются недоступными, они относятся к категории изданий прикладной ботаники и вряд ли входят в круг литературных интересов ботаников-систематиков классического направления. Особенно это относится к «Бюллетеням ВИР». Тем не менее среди гербарных типов коллекции ВИР много представителей дикорастущих родичей культурных растений, которые могут представлять несомненный интерес для ботаников. В связи с этим полагаем необходимым опубликовать список типовых образцов, имеющихся в гербарии ВИР, названия которых спубликованы в изданиях, малодоступных для широкого круга систематиков.



*автор* Лунева Н.Н. *год первоописания* 1983

*литературный источник* Бюллетень ВИР
*том* *№ выпуска* 127 *страница* 73

*статья* Значение алычи карликовой для Северо-Западной зоны РСФСР *язык* русский

*библиотека* РАСХН *шифр*

*первоописание* Frutex, rarius arbor, 1,5-5 m altus, spinisus, ramis juvenilibus a latere soli exposito brunneo-viridibus, a latere vero adverso viridibus, glabris. Folia parva (3,5-4x1,5-2 cm) et mediocria (4,5-5x2-2,2 cm), oblongo-ovalia, oblongo-obovata, apice obtuse acutata, basi anguste, cuneata, margine minutissime duplicato denticulata, petiolo tenuissimo (0,5 mm crasso), longo (9-12 mm longo), glabro, vix roseolo. Fructus minutissimi (12-15 mm in diam), tenuibus (1 mm crassis), glabris. Putamen minutissimum (9x6x5 mm), late ovale, saepe utrinque acutatum, vel non acutatum superficie scabriusculum, aequale, sutura dorsali distincta, continua, ventrali obtusa, lata, saepe costulis lateralibus loco sulculorum notatum.

A varietate typica P.cerasifera subsp.divaricata var.divaricata statura humili, foliis, fructibus, putaminibusque minoribus et pedicello fructifero longiare differt.

Habitat in Dagestania, ad declivia borealia promontoriorum a: Machaczkala, Karabudachkent, Sergokala, Medzhalis, Chuczni.

*синонимика* P.cerasifera subsp.borealecaucasica var.pumila Koval. 1955, Алыча в прир. культ. и сел.: 41, nom. illeg.; Еремин, 1969, Алыча: 21, nom. illeg.

Рис. 2. Второй экран интерфейса блока «Гербарий типов».

## *Brassicaceae*

*Brassica rapa* subsp. *indoafganica* convar. *ferganica* Scheb. 1974, Репа, турнепс и брюква : 93.

*B. rapa* subsp. *mesopotamica* Scheb. 1974, Репа, турнепс и брюква : 93.

## *Chenopodiaceae*

*Beta vulgaris* subsp. *asiatica* Krassochk. ex Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *asiatica* var. *aurantia* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *asiatica* var. *mediasiatica* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *asiatica* var. *rubidus* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *asiatica* var. *virescens* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *europaea* var. *coniciformis* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *europaea* var. *grisea* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *europaea* var. *ovaliformis* Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

*B. vulgaris* subsp. *europaea* var. *viridifolia* Krassochk. ex Buren. 1983, Бюл. ВИР, 130 : 67.

## *Fabaceae*

*Vicia sativa* subsp. *linearifolia* Stankev. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 6.

### *Poaceae*

*Hordeum vulgare* var. *ismailii* Omar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 40.
*H. vulgare* var. *patimatae* Omar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 40.
*H. vulgare* var. *saidii* Omar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 40.
*H. vulgare* var. *trofimovskajae* Omar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 39.
*H. vulgare* var. *zuleichatae* Omar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 40.
*Sorghum dulcicaule* var. *griseo-lilacinum* Ivanjuk. 1983, Бюл. ВИР, 132 : 42.
*Triticum durum* var. *aliendii* Rud. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 43.
*T. corvalanii* Rud. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 41.

### *Rosaceae*

*Amygdalus arabica* var. *pubipetala* Denis. et Seraf. 1980, Бюл. ВИР, 92 : 79.
*Cerasolouiseania cziczcanica* Lom. et Juschev, 1978, Бюл. ВИР, 81 : 25.
*Cydonia oblonga* subsp. *integerrima* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 37.
*C. oblonga* subsp. *integerrima* var. *obpyricarpa* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 37.
*C. oblonga* subsp. *integerrima* var. *orbiculato-complanata* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 37.
*C. oblonga* subsp. *integerrima* var. *ovalicarpa* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 37.
*C. oblonga* subsp. *integerrima* var. *pomiformis* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 37.
*C. oblonga* subsp. *integerrima* var. *urceolata* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 37.
*C. oblonga* subsp. *oblonga* var. *obpyriformis* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 36.
*C. oblonga* subsp. *oblonga* var. *ovalis* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 36.
*C. oblonga* subsp. *oblonga* var. *plano-cyclocarpa* Lobacz. 1981, Бюл. ВИР, 113 : 36.
*Malus sieversii* f. *cerea* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 15.
*M. sieversii* f. *flava* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 14.
*M. sieversii* f. *flavorosea* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 15.
*M. sieversii* f. *flavorubens* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 16.
*M. sieversii* f. *gilva* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 17.
*M. sieversii* f. *insipida* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 17.
*M. sieversii* f. *laetevirida* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 16.
*M. sieversii* f. *media* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 15.
*M. sieversii* f. *ochrorubra* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 16.
*M. sieversii* f. *pomacea* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 16.
*M. sieversii* f. *purpureofasciata* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 16.
*M. sieversii* f. *rubrifasciata* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 17.
*M. sieversii* f. *rubrolateralis* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 17.
*M. sieversii* f. *suffusa* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 15.
*M. sieversii* f. *xanthella* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 16.
*M. sieversii* f. *viridicerea* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 15.
*M. sieversii* f. *viridifasciata* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 15.
*M. sieversii* f. *viridirubra* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 14.
*M. sieversii* f. *viridis* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 14.
*M. sieversii* f. *viridula* Bondar. 1978, Бюл. ВИР, 81 : 17.
*Prunus cerasifera* subsp. *divaricata* var. *pumila* Luneva, 1983, Бюл. ВИР, 127 : 73.

### *Solanaceae*

*Solanum juzepczukii* Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 603.
*S. phureja* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 604.
*S. stenotomum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 604.

*S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда по ген. сел. сем. и плем. животновод. 3 : 603.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гербарий* Всесоюзного ордена Ленина научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова / Под ред. В. В. Никитина. Л., 1969. 92 с. (Каталог ВИР, № 45).

*Лунева Н. Н., Чухина И. Г.* Разработка информационно-поисковой системы гербария культурных растений и их дикорастущих родичей (WIR) // II совещ. «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях», Санкт-Петербург, 17—19 апреля 1995 г.: Тез. докл. СПб., 1995. С. 30—31.

Всероссийский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 29 X 1996

## SUMMARY

The herbarium preserved at the N. I. Vavilov Institute of Plant Industry is the largest in Europe collection of cultivated plants and their wild relatives. The collection of type specimens constitutes a part of the herbarium. At present, the herbarium contains 182 type specimens, of which 17 are type species. Currently, the Information Retrieval System «WIR Herbarium» is being developed, and this IRS includes the «Type specimen herbarium» database. The structure of IRS makes it possible to retrieve not only the label information and data from literature sources about the type specimen, but also performs other information retrieval tasks.

---

УДК 581.162 : 582.669.2

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 3

### © Н. П. Старшова, Н. Н. Баранникова

# ПОЛОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DIANTHUS STENOCALYX* (*CARYOPHYLLACEAE*) КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

N. P. STARSHOVA, N. N. BARANNIKOVA. THE SEXUAL DIFFERENTIATION IN THE COENOPOPULATIONS OF *DIANTHUS STENOCALYX* (*CARYOPHYLLACEAE*) AS THE COMPONENT OF THE SEED REPRODUCTION SYSTEM

Приведены результаты многолетнего изучения половой дифференциации трех ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* в Ульяновской обл., где этот вид относится к числу охраняемых. Выявлены основные типы половой дифференциации: гиномоноэция и гинодиэция, дополняемые вариантами сочетаний с частично андростерильными цветками. В среднем численность гермафродитных клонов составляет 79 %, гиномоноэцичных — 17, женских — 4 %. Флоральное соотношение подвижно. Половой полиморфизм обеспечивает разнообразие партнеров, не снижая существенно опылительного потенциала. Рассматриваются программно-методические вопросы изучения популяций видов с неполным разделением полов.

Половая дифференциация является одной из важнейших характеристик состояния и развития конкретных ценопопуляций. Накопление материала по этой проблеме способствует пониманию микроэволюционных процессов, связанных с половым диморфизмом и полиморфизмом, а также более объективному суждению о степени постоянства или подвижности половой дифференциации вида в пределах ареала. Как справедливо отмечает Е. И. Демьянова (1987), в этом отношении лучше исследованы виды с четким разделением полов — истинно двудомные. Другие типы сексуализации изучены слабо из-за трудоемкости и недостаточной разработанности методической стороны исследования. Половая дифференциация — один из важнейших составных элементов системы семенного размножения вида в популяции, поэтому ее детальное изучение имеет особое значение для редких видов или видов имеющих тенденцию к сокращению численности.

Наше исследование отражает ряд аспектов сексуализации гвоздики узкочашечной *Dianthus stenocalyx* Juz.

P. Knuth (1898) впервые описал для рода *Dianthus* L. гинодиэцию. Демьянова (1981) изучила половую дифференциацию у 25 видов этого рода и почти для всех констатировала сочетание гинодиэции и гиномоноэции, а также наличие частично андростерильных цветков. Она же впервые указала на гинодиэцию у *D. stenocalyx*, но детали ее проявления не раскрыла (Демьянова, 1985). У близкого вида *D. superbus* L. по суммарным данным для Кунгурского заказника и Окского заповедника этим же автором определено наличие 3.8 % женских особей (Демьянова, 1981).

На территории Ульяновской обл., где мы собирали материал, встречается 13 видов рода *Dianthus*, из которых 7 являются редкими и исчезающими (Благовещенский и др., 1989). К их числу относится и *D. stenocalyx*. Этот вид встречается по всем районам области, но изредка (по лугам, в разреженных лесах, по закустаренным оврагам и вырубкам). Он характеризуется поздним отрастанием и цветением (массовое цветение приходится на конец июля).

Главная цель нашей работы — изучение специфики сексуализации у *D. stenocalyx* и ее роли в системе опыления. Были поставлены следующие задачи: выявление динамики половой структуры конкретных ценопопуляций по многолетним данным; количественный анализ всего спектра половых форм для цветков, побегов, клонов с учетом явления частичной андростерильности; определение потенциальной обеспеченности опыления и его разнообразия исходя из характера половой структуры ценопопуляций и флорального соотношения полов. Отдельная задача — попытка программно-методической разработки исследований по данной проблеме для видов с разными типами сексуализации и жизненными формами. В предыдущих публикациях (Баранникова, Старшова, 1994; Старшова, 1996) мы использовали некоторые средние показатели, характеризующие сексуализацию *D. stenocalyx*, для выяснения влияния жизненной формы на этот процесс, а также как фон к анализу частичной андростерильности. Здесь дается анализ результатов 5-летних исследований в целом.

## Район исследования, материал и методика

Исследования были проведены в природных ценопопуляциях Ульяновской обл., в Сенгилеевском р-не, в 2 км к северу от с. Смородино. Материал собирали в 1987, 1990, 1992, 1993 и 1995 гг.

Изученные ценопопуляции *D. stenocalyx* приурочены к трем параллельно расположенным вырубкам, разделенным участками сосново-березового леса шириной 30—50 м. В порядке удаленности от села вырубки и соответственно ценопопуляции мы обозначаем далее как № 1, 2, 3.

Вырубка № 1. Возраст 10 лет. В начале исследований сообщество характеризовалось как разнотравное сильно нарушенное, к концу исследований — как злаково-бобово-разнотравное. Задернованность почвы слабая. Имеет место редкая поросль из *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Acer platanoides* L.

Вырубка № 2. Возраст 12 лет. В течение периода исследований сообщество изменилось от злаково-бобово-разнотравного до вейниково-разнотравного. Наблюдается древесная поросль, как и на вырубке № 1. Увеличилась задернованность почвы.

Вырубка № 3. Возраст 16 лет. За 9 лет наблюдений сообщество изменилось от вейниково-разнотравного до вейникового. Здесь бóльшая закустаренность по сравнению с вырубками № 1 и 2 и сильная задернованность почвы.

Фитоценотическая и экологическая обстановка в изученных сообществах складывалась и изменялась под влиянием антропогенных факторов: очистка от пней и сучьев, посадки сосны и уход за ними, выпас, выкашивание, рекреационная нагрузка. Сильнее выражено влияние этих факторов на вырубках № 1 и 2.

На обследованной территории *Dianthus stenocalyx* приурочен к осветленным местам, менее задернованным участкам, рыхлому песчано-каменистому субстрату. Наиболее обилен он в средней части вырубок, по склонам канавок с посадками сосны и вблизи пересекающей вырубки грунтовой дороги. Тяготеет к нарушенным экотопам.

Опираясь на классификацию травянистых многолетников Т. И. Серебряковой (1981), мы отнесли *D. stenocalyx* к группе плетеносных наземно-ползучих трав, но к тому варианту, который характеризует переход к короткоползучим эпигеогенно-корневищным растениям. При вегетативном разрастании *D. stenocalyx* образуются рыхлые клоны; корневища тонкие, очень хрупкие, легко партикулирующие при антропогенной нагрузке. Роль естественной партикуляции в процессе захвата территории, по-видимому, незначительна.

Изоляция ценопопуляций *D. stenocalyx* участками леса, препятствующая панмиксии, диаспория в форме баллистохории в роде *Dianthus* (Левина, 1987), медленное вегетативное разрастание — все это позволяет считать генофонды изученных ценопопуляций достаточно обособленными.

Половую структуру ценопопуляций Демьянова (1987) рассматривает как соотношение особей разных половых типов, т. е. счетной единицей или элементом она предполагает особь. Но у ряда жизненных форм, в том числе и в нашем случае, определение границ особей затруднительно. Мы при выборе счетной единицы опирались на классификацию биоморф по типу пространственной структуры (Ценопопуляции растений..., 1976), но с учетом поставленных задач и общих черт разделения полов в роде *Dianthus*.

*D. stenocalyx* может быть отнесен к типу неявнополицентрических биоморф, который позволяет использовать в качестве счетной единицы как партикулу, так и клон. Общая методика изучения ценопопуляций допускает выбор счетной единицы в зависимости от способа сбора материала — с раскопкой или без нее. Отсутствие стационарных условий, статус охраняемого вида и большая хрупкость корневищ заставили нас выбрать второй вариант, не позволяющий достоверно определить степень партикуляции в пределах клона. Для суждения о половой структуре ценопопуляций в данной ситуации мы использовали клон как реальный элемент или счетную единицу ценопопуляции и генеративный побег как условную счетную единицу, позволяющую составить модели половых типов клонов и выполнить задачи исследований, связанные с деталями сексуализации. Использование побега в качестве уловной счетной единицы правомерно и по той причине, что его генеративная меристема контролирует процесс определения и реализации пола цветка.

Две счетные единицы (генеративный побег и клон) использует и В. Б. Волкович (1972) для определения соотношения полов у истинно двудомного вида *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.: первым способом учета, по мнению исследователя, выявляется пыльцевой режим в ценопопуляции, вторым — истинное соотношение полов по числу клонов семенного происхождения. Но у *A. dioica* легко определить границы и пол клонов. Для *Dianthus stenocalyx* методическая сторона исследований осложняется в силу ряда причин: границы клона не всегда четкие; характер сексуализации побега и клона можно определить только в процессе камеральной обработки материала; сплошной сбор генеративных побегов с клонов на множестве учетных площадок невозможен в связи со статусом вида. Кроме того, полный сбор делает очень трудоемким процесс регистрации половых типов цветков. Возникает вопрос о необходимом количестве модельных побегов с клона, партикулы, особи. Эта сторона при изучении половой дифференциации обычно не оговаривается, либо берется один модельный побег, что в случаях неполного разделения полов не может объективно отразить половое разнообразие в ценопопуляции.

Учитывая все сказанное, мы построили методику сбора и обработки материала следующим образом. Сбор вели маршрутно методом ходовых линий в средней части вырубок, где наиболее типично выражены сообщества. Обследованная площадь на каждой вырубке составляет приблизительно 1 га. Генеративные побеги срезали без выбора в более плотной части всех встречаемых клонов и связывали их в отдельные пучки. В большинстве случаев срезали по 5 модельных побегов с клона. В процессе камеральной обработки мы на каждом побеге просматривали все распустившиеся цветки и рыхлые бутоны, определяя их половые типы с учетом частичной андростерильности. Регистрацию вели в специальных рабочих таблицах отдельно для каждого цветка, побега, клона, вырубки. Форма таблицы позволяла использовать разные варианты обработки информации.

Анализ сочетаний половых типов цветков для всей совокупности модельных побегов (безотносительно клонов) использовали для выявления разнообразия сексуализации и ее изменчивости на отдельных метамерах побеговой системы. Половые типы клонов также определяли по сочетаниям цветков, но при этом модельные побеги строго фиксировали для определенного клона. Чтобы выявить вероятность ошибочных суждений из-за недостаточной выборки с клона, расчеты вели в двух вариантах: определение полового типа клона по 1 модельному побегу, взятому без выбора, и по всем 5. С этой же целью использовали полный сбор побегов с 25 клонов, который подтвердил предположение о том, что один модельный побег не может отразить разнообразия сексуализации в пределах клона.

Для анализа результатов мы предлагаем многочисленные цифровые данные, ибо, как справедливо отмечает K. S. Bawa (1984), только точные количественные описания разнообразия половых форм позволят составить представление о различных моделях его модификации.

## Результаты исследований и их обсуждение

Исходными показателями для оценки половой дифференциации популяций являются наличие определенных половых типов цветков, их сочетания у одной особи или распределение между группами особей. Эти показатели лежат в основе суждения о половой структуре популяции.

В предыдущих работах (Баранникова, Старшова, 1994; Старшова, 1996) мы констатировали 3 половых типа цветка у *D. stenocalyx*: обоеполый (⚥), женский (♀) и частично андростерильный (ЧА). Последний является обоеполым, но его мужская функция снижена из-за редукции одной или нескольких тычинок. Поскольку в клоне может быть несколько десятков генеративных побегов, необходимо было выявить особенности распределения на них названных типов цветков. Мы нашли 7 типов сочетаний, демонстрирующих разнообразие сексуализации отдельных побегов по сочетанию на них цветков: 1) ⚥; 2) ♀; 3) ⚥ и ЧА; 4) только с ЧА цветками; 5) ⚥ и ♀; 6) ⚥, ♀ и ЧА; 7) ♀ и ЧА. Специальной терминологии для обозначения сочетаний цветков на отдельных побегах нет. Общепринятые классификации половых форм отражают характер половой дифференциации особи в целом и распределение полов между особями в популяции. Под гинодиэцией подразумевают наличие в популяции двух форм особей — гермафродитных и женских, а под гиномоноэцией — наличие одной половой формы, сочетающей на себе обоеполые и женские цветки. Генеративный побег мы используем как условную счетную единицу и считаем возможным опираться в ходе обсуждения на терминологию по аналогии с половой дифференциацией особи в целом, имея в виду сходные сочетания на побеге и распределения их между побегами. На основании этого 4 первых типа сочетаний цветков на побеге у *D. stenocalyx* из 7 названных выше мы относим к явлению, аналогичному гинодиэции у особи в целом, а 3 последних — к аналогичному гиномоноэции.

В табл. 1 приведены весь спектр полового полиморфизма генеративных побегов и варьирование его по годам как фенотипическое проявление пола. Гинодиэцичное распределение полов выражено в среднем на 95.3 % побегов, из них с женской сексуализацией только в 6.4 %. Резкое снижение доли побегов с женской сексуализацией отмечено в 1995 г. (2.1 %); возможно, это объясняется сухостью и жарой в летний период или изменением фитоценотической обстановки. Гиномоноэцичное распределение цветков с 1987 по 1993 г. имеет заметную тенденцию к снижению, но в 1995 г. удельный вес таких побегов возрастает, коррелируя отрицательно с проявлением гинодиэции. Наличие частично андростерильных цветков увеличивает половое разнообразие. Мы вычислили долю побегов, несущих такие цветки, по отношению к сумме всех модельных побегов за вычетом тех, которые обладали только женской сексуализацией. В табл. 1 этот показатель обозначен как уровень частичной андростерильности. Он оказался довольно высоким (13.4—37.0 %), причем цифры обнаруживают бóльшую связь этого явления с гиномоноэцичным распределением цветков на побегах. Как видно из итоговых цифр, в общей доле гиномоноэцичных побегов проявления частичной андростерильности составляют более половины (3.2 из 4.7 %). Очень редки случаи частичной андростерильности всех обоеполых цветков на побеге. Самый низкий уровень частичной андростерильности отмечен в 1993 г. Можно предположить влияние погодных условий на формирование пыльников и пыльцевых зерен или какие-то генетические причины.

А. Г. Сидорский (1994) обнаружил у *Sagittaria sagittifolia* L. множество модификаций соцветий по наличию обоеполых, мужских и женских цветков, по варьированию их числа в разных мутовках простых и сложных соцветий, на главной и боковых осях. Чтобы проследить изменчивость мужской и женской функций у *Dianthus stenocalyx*, мы провели дробный анализ генеративных побегов, сгруппировав их по наличию и количественному соотношению цветков разных половых типов. Обнаружено 20 вариантов побегов, демонстрирующих непрерывный ряд изменчивости сексуализации. В этом ряду при гинодиэцичном распределении цветков на первом месте стоит градация *n*⚥ цветков (*n* — число цветков), на втором — *n*⚥ > *n*ЧА, третье место занимают побеги с градациями *n*⚥ = *n*ЧА и *n*⚥ < *n*ЧА. При гиномоноэцичном распределении наиболее частым случаем является *n*⚥ > *n*♀. Варианты *n*⚥ > *n*♀ = *n*ЧА и *n*♀ < *n*ЧА выражены примерно одинаково.

Результаты этого анализа еще раз подтвердили представление о том, что пол у цветковых растений на популяционном уровне — явление не столько качественное, сколько количественное, что может говорить о степени выраженности мужской и женской функций в популяциях как раздельнополых, так и обоеполых растений (Кожин, 1941; Bertin, 1982; Bawa, 1984; Lloyd, Bawa, 1984; McKone, Tonkyn, 1986; Robbins, Travis, 1986; Sun, Ganders, 1986; Campbell, 1989). В литературе все чаще используется понятие «половое состояние» для обозначения сексуализации цветковых растений на организменном и популяционном уровнях. Варьирование половых функций характерно даже для обоеполого цветка через соотношение производимой им продукции пыльцевых зерен и семязачатков и реализацию их генотипов в семенном потомстве (Gruden, 1977; Preston, 1986).

Выявленные модели сексуализации отдельных генеративных побегов являются источником полового разнообразия в клонах *D. stenocalyx* и различий между клонами. Определение половой структуры ценопопуляций *D. stenocalyx* с использованием 1 модельного побега с клона (табл. 2) показало результаты, сходные с таковыми в табл. 1, т. е. мы получили отражение сексуализации отдельных побегов, а не клонов. Или, имея в виду методическую сторону, можно сказать, что выборки в 1 побег с клона достаточно для оценки проявления полового разнообразия побегов, но не клонов.

Чтобы выбрать необходимое число модельных побегов для объективного отражения половых типов клонов, мы использовали результаты полного учета всех генеративных побегов с 25 клонов. При этом выявлены варианты распределения половых типов цветков на 249 побегах. Цифровой материал слишком громоздок и здесь не приводится. Оказалось, что в одном клоне могут сочетаться 2—6 типов побегов из 7, обозначенных в табл. 1 и 2. Только в 6 клонах побеги имели однотипную сексуализацию в пределах клона, а если пренебречь явлением частичной андростерильности, то в 11 клонах из 25.

Опираясь на сказанное выше, мы для более объективного суждения о половых типах клонов использовали выборку в 5 модельных побегов с клона. В табл. 3 дан полный анализ половой структуры ценопопуляций *D. stenocalyx* на основе этой выборки. В ней отражено все разнообразие половых типов клонов, выявленное путем

## ТАБЛИЦА 1

Разнообразие половых типов побегов у *Dianthus stenocalyx*

| Год | Число исследованных побегов | Половые типы побегов, % от общего числа | | | | | | | | | Уровень частичной андростерильности побегов, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | соответствующие гинодиэции | | | | | соответствующие гиномоноэции | | | | |
| | | ⚥ | ⚥, ЧА | только с ЧА цветками | ♀ | всего | ⚥, ♀ | ⚥, ♀, ЧА | ♀, ЧА | всего | |
| 1987 | 186 | 56.4 | 23.1 | 3.8 | 7.0 | 90.3 | 2.2 | 6.4 | 1.1 | 9.7 | 37.0 |
| 1990 | 357 | 66.7 | 13.4 | 2.1 | 9.5 | 91.7 | 1.7 | 3.1 | 3.6 | 8.4 | 24.4 |
| 1992 | 405 | 67.9 | 19.1 | 0.7 | 7.4 | 95.1 | 2.2 | 0.5 | 2.2 | 4.9 | 24.3 |
| 1993 | 626 | 79.5 | 10.9 | 0.6 | 7.2 | 98.2 | 0.8 | 0.2 | 0.8 | 1.8 | 13.4 |
| 1995 | 510 | 72.3 | 19.8 | 2.0 | 2.1 | 96.2 | 1.4 | 1.8 | 0.6 | 3.8 | 24.6 |
| Итого | 2084 | 71.2 | 16.2 | 1.5 | 6.4 | 95.3 | 1.5 | 1.7 | 1.5 | 4.7 | 22.3 |

Примечание. Значками ⚥, ♀ и ЧА отражено сочетание половых типов цветков на отдельных генеративных побегах.

## ТАБЛИЦА 2

Динамика половой структуры ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (вычислена по 1 модельному побегу)

| Год | Число исследованных клонов | Половые типы клонов, % от общего числа | | | | | | | | | Уровень частичной андростерильности клонов, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | при гинодиэции | | | | | при гиномоноэции | | | | |
| | | ⚥ | ⚥, ЧА | ЧА | ♀ | всего | ⚥, ♀ | ⚥, ♀, ЧА | ♀, ЧА | всего | |
| 1990 | 76 | 67.1 | 13.2 | 1.3 | 9.2 | 90.8 | 4.0 | 3.9 | 1.3 | 9.2 | 21.7 |
| 1992 | 111 | 64.0 | 24.3 | 0.0 | 6.3 | 94.6 | 3.6 | 0.0 | 1.8 | 5.4 | 27.9 |
| 1993 | 144 | 75.0 | 13.2 | 0.7 | 7.6 | 96.5 | 1.4 | 0.0 | 2.1 | 3.5 | 17.3 |
| 1995 | 144 | 70.1 | 17.4 | 1.4 | 5.5 | 94.4 | 2.8 | 2.8 | 0.0 | 5.6 | 22.8 |
| Итого | 475 | 69.7 | 17.0 | 0.8 | 7.0 | 94.5 | 2.7 | 1.5 | 1.3 | 5.5 | 22.2 |

Примечание. Здесь и в табл. 3 значками ⚥, ♀ и ЧА отражено сочетание половых типов цветков в клонах

сплошного учета побегов. При сравнении с табл. 2 можно видеть, что клоны более полиморфны в половом отношении, чем предполагалось. Итоговые цифры показывают, что клонов, проявляющих полный гермафродитизм, гораздо меньше. Более точно определена численность женских клонов, так как использование одного модельного побега не позволяло четко выделить соотношение гинодиэции и гиномоноэции. При определении по 5 модельным побегам гиномоноэция оказалась в 3 раза выше (17 % против 5.5 % при определении по 1 побегу). В 1990, 1992 и 1993 гг. численность женских клонов постоянна (5.3—5.4 %). Отсутствие женских клонов в выборке 1995 г. нельзя считать надежным показателем, но тем не менее это соответствует снижению доли побегов с женской сексуализацией (табл. 1). По годам значительно варьирует численность гермафродитных и гиномоноэцичных клонов. По-видимому, для проявления этих форм сексуализации у *D. stenocalyx* характерна обратная корреляция, так как численность женских клонов практически постоянна.

ТАБЛИЦА 3

Динамика половой структуры ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (вычислена по 5 модельным побегам)

| Год | Число исследованных клонов | Половые типы клонов, % от общего числа | | | | | | | | Уровень частичной андростерильности клонов, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | при гинодиэции | | | | при гиномоноэции | | | | |
| | | ⚥ | ⚥, ЧА | ♀ | всего | ⚥, ♀ | ⚥, ♀, ЧА | ♀, ЧА | всего | |
| 1990 | 76 | 26.3 | 31.6 | 5.3 | 63.2 | 9.2 | 27.6 | 0.0 | 36.8 | 62.5 |
| 1992 | 111 | 45.1 | 34.2 | 5.4 | 84.7 | 7.2 | 8.1 | 0.0 | 15.3 | 44.8 |
| 1993 | 149 | 58.4 | 26.8 | 5.4 | 90.6 | 2.7 | 6.0 | 0.7 | 9.4 | 35.5 |
| 1995 | 113 | 38.1 | 46.9 | 0.0 | 85.0 | 4.4 | 10.6 | 0.0 | 15.0 | 57.5 |
| **Итого** | 449 | 44.5 | 34.5 | 4.0 | 83.0 | 5.4 | 11.4 | 0.2 | 17.0 | 48.0 |

Общий уровень частичной андростерильности клонов оказался очень высоким (48.0 % против 22.2 % при определении по 1 модельному побегу). Не обнаружено гермафродитных клонов с проявлением частичной андростерильности у всех цветков, и только один раз отмечен случай, когда все обоеполые цветки в гиномоноэцичном клоне проявляли этот признак.

Пользуясь классификацией Е. И. Демьяновой и А. Н. Пономарева (1979), мы относим *D. stenocalyx* к группе гинодиэцичных видов с низкой численностью женских особей в половой структуре популяции. Гиномоноэция выражена у этого вида более резко по сравнению с гинодиэцией. Возможно, это связано с характером жизненной формы. Интегрированность клона довольно слабая, процессы реализации пола и контроля за его проявлением растянуты во времени и подвержены влиянию множества трудно учитываемых факторов, что способствует широкому проявлению полового полиморфизма.

Половая структура ценопопуляций еще не дает представления о потенциальной обеспеченности опыления. Необходимо определить соотношение цветков разных половых типов (флоральное соотношение) и вычислить опылительный потенциал. Предложенная одним из авторов настоящей статьи методика вычисления этих показателей применима только по отношению к истинно двудомным видам (Старшова, 1993). Характерное для *D. stenocalyx* сочетание гинодиэции и гиномоноэции, дополняемое частичной андростерильностью, позволяет выявить сексуализацию цветков только в процессе камеральной обработки. Поэтому флоральное соотношение и опылительный потенциал мы определяли на основе той выборки, которая использовалась при анализе половой структуры ценопопуляций. Вычисления сделаны по несколько модифицированной методике S. Sutherland (1986) для видов с неполным разделением полов.

В табл. 4 дается процентное содержание цветков разных половых типов и их соотношение в виде пропорций, где число женских цветков приведено к единице. Опылительный потенциал вычислен здесь по формуле:

$$X=\frac{n\text{⚥ цв.}+n\text{ЧА цв.}}{n\text{⚥ цв.}+n\text{ЧАцв.}+n\text{♀ цв.}}.$$

Уже из этой формулы следует, что опылительный потенциал при гинодиэции и гиномоноэции всегда меньше единицы, снижаясь за счет женских цветков и особей, не дающих пыльцевой продукции, но требующих опыления.

ТАБЛИЦА 4

Динамика флорального соотношения и опылительного потенциала у *Dianthus stenocalyx*

| Год | Число исследованных цветков | Половые типы цветков, % | | | Флоральное соотношение ⚥ : ЧА : 1 ♀ | Опылительный потенциал |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | ⚥ | ЧА | ♀ | | |
| 1987 | 855 | 74.2 | 14.6 | 11.2 | 6.6:1.3:1 | 0.89 |
| 1990 | 1174 | 71.7 | 10.7 | 17.6 | 4.1:0.6:1 | 0.82 |
| 1992 | 1748 | 84.2 | 8.2 | 7.6 | 11.2:1.1:1 | 0.92 |
| 1993 | 2849 | 88.1 | 4.1 | 7.8 | 11.3:0.5:1 | 0.92 |
| 1995 | 1880 | 87.2 | 9.6 | 3.2 | 27.3:3.0:1 | 0.97 |
| Итого | 8506 | 83.4 | 8.1 | 8.5 | 9.9:1.0:1 | 0.92 |

Процентное соотношение показывает, что ведущее место в ценопопуляциях *D. stenocalyx* занимают обоеполые цветки, а женские и частично андростерильные представлены примерно одинаково. Доля женских цветков довольно изменчива по годам, хотя численность женских клонов в половой структуре ценопопуляций сравнительно постоянна. Как видно из пропорции, флоральное соотношение резко сдвинуто в пользу обоеполых цветков в 1992, 1993 гг. и особенно в 1995 г. Значительно варьирует по годам число частично андростерильных цветков. Более сильное их влияние на процесс опыления можно предположить в 1990 г., когда отмечена самая низкая численность полноценных. Поскольку частичная андростерильность только снижает мужскую функцию обоеполого цветка, можно сказать, что в разные годы на 1 женский цветок приходится от 5 до 30 цветков — носителей пыльцевой продукции, а в среднем это соотношение выражается как 1:11. Большой размах изменчивости флорального соотношения выявляет варьирование и опылительного потенциала, но без резких его колебаний, так как доля женских цветков всегда остается низкой. Самый высокий опылительный потенциал в 1995 г. сложился за счет резкого уменьшения числа женских цветков. Если половая структура в какой-то степени отражает репродуктивную стратегию ценопопуляции, то флоральное соотношение — ее тактику.

По современным представлениям, для эффективного опыления зоофильных протерандричных обоеполых цветков достаточно двух визитов опылителя, а для женских — всего одного, при условии что порция пыльцы достаточна (Kwak, Jennersten, 1986; Sun, Ganders, 1986). Учитывая широкое распространение гиномоноэции у *D. stenocalyx*, выявленное флоральное соотношение в изученных ценопопуляциях можно считать достаточно оптимальным, так как опылительный потенциал немного меньше единицы. Эти показатели оценивают соотношение полов как исходное условие для обеспеченности опыления, реализация же опылительного потенциала зависит от конкретной экологической обстановки.

Анализ флорального соотношения и опылительного потенциала вскрывает в какой-то степени причины обычно низкой численности женских особей в ценопопуляциях гинодиэцичных видов. Эта численность сохраняется естественным отбором на том уровне, который достаточен для поддержания генетического разнообразия без существенного снижения опылительного потенциала. Можно предположить, что гинодиэция бесперспективна для эволюции в сторону истинной двудомности, ибо в последнем случае оптимальным считается соотношение женских и мужских цветков не менее чем 1.0:1.5 или даже 1:3 и выше (♀:⚥). Это показано в целом ряде работ (Bawa et al., 1982; Sutherland, 1986; Shukla, Pandey, 1991), в том числе и одним из авторов этой статьи (Старшова, 1979, 1993). Если у гинодиэцичных видов доля

## ТАБЛИЦА 5

Половое разнообразие побегов и половая структура отдельных ценопопуляций *Dianthus stenocalyx*

| Счетные единицы | Номер ценопопуляции | Число счетных единиц | Половые типы побегов и клонов, % от общего числа | | | | | | | Уровень частичной андростерильности, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | при гинодиэции | | | | при гиномоноэции | | | |
| | | | ⚥ | все случаи ЧА | ♀ | всего | ⚥, ♀ | все случаи ЧА | всего | |
| **Генеративный побег** | 1 | 798 | 73.4 | 15.9 | 6.4 | 95.7 | 1.5 | 2.8 | 4.3 | 19.9 |
| | 2 | 368 | 69.8 | 14.4 | 9.8 | 94.0 | 1.1 | 4.9 | 6.0 | 21.4 |
| | 3 | 204 | 75.0 | 12.7 | 10.3 | 98.0 | 1.5 | 0.5 | 2.0 | 14.8 |
| **Клон** | 1 | 158 | 43.1 | 32.9 | 4.4 | 80.4 | 5.7 | 13.9 | 19.6 | 49.0 |
| | 2 | 97 | 38.1 | 35.1 | 6.2 | 79.4 | 6.2 | 14.4 | 20.6 | 52.7 |
| | 3 | 63 | 58.7 | 23.9 | 6.3 | 88.9 | 4.8 | 6.3 | 11.1 | 32.2 |

Примечание. Значками ⚥, ♀ и ЧА отражено сочетание половых типов цветков на генеративных побегах и в клонах.

## ТАБЛИЦА 6

Флоральное соотношение и опылительный потенциал в отдельных ценопопуляциях *Dianthus stenocalyx*

| Номер ценопопуляций | Число исследованных цветков | Половые типы цветков, % | | | Флоральное соотношение ⚥ : ЧА : 1♀ | Опылительный потенциал |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | ⚥ | ЧА | ♀ | | |
| 1 | 3628 | 85.6 | 6.6 | 7.8 | 11.0:0.8:1 | 0.92 |
| 2 | 1382 | 77.7 | 8.0 | 14.3 | 5.4:0.6:1 | 0.86 |
| 3 | 715 | 84.5 | 4.7 | 10.8 | 7.8:0.4:1 | 0.89 |

женских особей увеличится до 50 %, то опылительный потенциал снизится до 0.5. Высокая численность женских особей в популяциях (до 50 % и выше) отмечена Пономаревым и Демьяновой (1975) у немногих гинодиэцичных видов. Реальность такого варианта в природе вовсе не является свидетельством его экологического преимущества или аргументом в пользу эволюционной связи гинодиэции и истинной двудомности. Мы поддерживаем точку зрения M. Willson (1982), дающей более высокую экологическую и эволюционную оценку моноэции по сравнению с диэцией. Первая потенциально может обеспечить бóльшую изменчивость флорального соотношения, а значит, и варьирование полового состояния популяции в целом.

Литературные сведения о влиянии экологических и фитоценотических условий на половую структуру ценопопуляций немногочисленны и противоречивы (Dommee et al., 1978; Шереметьев, 1983; Демьянова, 1987; Антонова, 1988; Лебедев, 1989; Сидорский, 1994).

Обследованные нами вырубки различаются по характеру сообщества, поэтому можно считать, что мы имеем дело с 3 ценопопуляциями *D. stenocalyx*. В табл. 5 дана характеристика полового разнообразия побегов и половой структуры отдельных ценопопуляций по объединенным выборкам за 1990, 1992 и 1993 гг. Все варианты частичной андростерильности в ней приведены суммированно, но в соответствии с гинодиэцичным и гиномоноэцичным распределениями полов. Половое разнообразие побегов и клонов показывает сходные тенденции в изменении сексуализации отдельных ценопопуляций. На более старых вырубках (№ 2 и 3) больше численность побегов с женскими цветками и соответственно женских клонов, но меньше степень гиномоноэции. Снижается уровень частичной андростерильности. Флоральное соотношение показывает, что женская сексуализация заметнее проявляется в ценопопуляции № 2 (табл. 6). При почти равной с ценопопуляцией № 3 численностью женских клонов здесь меньше относительная доля обоеполых цветков и больше — частично андростерильных и женских, а опылительный потенциал самый низкий. Это еще раз подтверждает, что для оценки полового состояния ценопопуляций необходимо одновременно использовать оба показателя: половую структуру и флоральное соотношение. Сексуализация цветка определяется в основном генетическими причинами, а жизненность особей — всей фитоценотической обстановкой, поэтому направления сдвига в половой структуре ценопопуляции и во флоральном соотношении могут не совпадать.

Различия в половой дифференциации отдельных ценопопуляций *D. stenocalyx* можно объяснить следствием изоляции, определяющей специфичность генофонда семенного потомства, а также характером фитоценотической обстановки, влияющей на жизнеспособность разнополых клонов и условия для семенного и вегетативного возобновления.

## Заключение

Основные формы половой дифференциации у *D. stenocalyx* — гиномоноэция и гинодиэция. Специфическими чертами половой структуры изученных ценопопуляций являются низкая, мало варьирующая численность женских клонов и резко выраженная гиномоноэция. Половой полиморфизм дополняется наличием высокого уровня частичной андростерильности. Ухудшение экологической и фитоценотической обстановки способствует усилению женской сексуализации ценопопуляций.

Флоральное соотношение варьирует значительно, но опылительный потенциал не испытывает резких колебаний, так как число женских цветков невелико. Динамика половой структуры и флорального соотношения подтверждает представление о том, что пол у растений — явление количественное.

Как составная часть системы семенного размножения половая дифференциация в изученных ценопопуляциях *D. stenocalyx* обеспечивает генетическое разнообразие потомства через половой полиморфизм и способствует многовариантности фенотипического проявления мужской и женской функций, не снижая существенно опылительного потенциала. Характер сексуализации здесь не может препятствовать семенной репродукции редкого вида.

Изученные особенности половой дифференциации у *D. stenocalyx*, лабильность ряда ее показателей заставляют согласиться с мнением Р. Е. Левиной (1981) о том, что специфика проявления пола у покрытосеменных является реакцией на трудности реализации полового процесса для неподвижных особей.

Методика исследований разработана с учетом статуса охраняемого вида, жизненной формы и специфичности проявления половой дифференциации в роде *Dianthus* в целом. Использование модельного генеративного побега как условной счетной единицы и клона как реального элемента ценопопуляций для *D. stenocalyx* дало детальную информацию о характере сочетания гинодиэции и гиномоноэции, позволило глубже раскрыть половой полиморфизм, помогло проследить тенденции в изменении сексуализации во времени, выявило степень устойчивости или лабильности отдельных показателей.

К оценке результатов исследований половой дифференциации у травянистых многолетников следует подходить с большой осторожностью и относить их только к данному отрезку жизни ценопопуляций.

Результаты исследований позволяют считать, что по отношению к травянистым многолетникам, тем более редким, в естественных ценопопуляциях предпочтительнее

4—5-кратные исследования с интервалом в 2—3 года. Это позволяет охватить довольно большой период жизни ценопопуляции и ограничить ущерб, наносимый сбором растений.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Антонова В. И.* Онтогенез и структура популяций вороники черной (*Empetrum nigrum* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 22 с.

*Баранникова Н. Н., Старшова Н. П.* О возможном влиянии жизненной формы на характер сексуализации у некоторых гвоздик // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвуз. сб. науч. тр. М., 1994. С. 131—132.

*Благовещенский В. В., Раков Н. С., Шустов В. С.* Редкие и исчезающие растения Ульяновской области. Саратов, 1989. 96 с.

*Волкович В. Б.* Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1278—1286.

*Демьянова Е. И.* К изучению гинодиэции в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 1. С. 65—74.

*Демьянова Е. И.* Распространение гинодиэции у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1289—1301.

*Демьянова Е. И.* Половая структура популяций гинодиэцичных и двудомных растений // Популяционная экология растений: Матер. конф. к 85-летию со дня рождения А. А. Уранова (27 янв.—1 фев. 1986 г.). М., 1987. С. 6—10.

*Демьянова Е. И., Пономарев А. Н.* Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017—1024.

*Кожин А. Е.* Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у цветковых растений // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 3. С. 355—374.

*Лебедев В. П.* Половая структура ценопопуляций щавеля малого (*Rumex acetosella* L.) // Биол. науки. 1989. № 10. С. 77—82.

*Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.

*Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

*Пономарев А. Н., Демьянова Е. И.* К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 3—15.

*Серебрякова Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 161—178.

*Сидорский А. Г.* Особенности структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях рек Сура и Алатырь (Среднее Поволжье) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 34—39.

*Старшова Н. П.* Структура и особенности цветения отдельных соцветий у бархата амурского // Экология опыления. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1979. С. 68—75.

*Старшова Н. П.* Программно-методические подходы к исследованию половой дифференциации (на примере *Silene borysthenica* (Grun.) Walters) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. Тр. БИН РАН им. В. Л. Комарова. СПб., 1993. Вып. 8. С. 64—75.

*Старшова Н. П.* Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства *Caryophyllaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 64—74.

*Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

*Шереметьев С. Н.* О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 561—571.

*Bawa K. S.* The evolution of dioecy-concluding remarks // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. N 1. P. 294—296.

*Bawa K. S., Koegen Ch. R., Voss R. H.* Sexual dimorphism in *Aralia nudicaulis* L. // Evolution. USA. 1982. Vol. 36. N. 2. P. 371—378.

*Bertin R. I.* The ecology of sex expression in red buckeye // Ecology. 1982. Vol. 63. N 2. P. 445—456.

*Campbell D. R.* Inflorescence size: test of the male function hypothesis // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 5. P. 730—738.

*Cruden R. W.* Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. USA. 1977. Vol. 31. N 1. P. 32—46.

*Dommee B., Assouad M. W., Valdeyron G.* Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1978. Vol. 77. N 1. P. 17—28.

*Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898. Bd 2. Tl 1. 696 S.

*Kwak M. M., Jennersten O.* The significance of pollination time and frequency and of purity of pollen loads for seed set in *Rhinanthus angustifolius* (*Scrophulariaceae*) and *Viscaria vulgaris* (*Caryophyllaceae*) // Oecologia. 1986. Vol. 70. N 4. P. 502—507.

*Lloyd D. G., Bawa K. S.* Modification of the gender of seed plants in varying conditions // Evol. Biol. 1984. Vol. 17. P. 255—338.

*McKone M. J., Tonkyn D. W.* Intrapopulation gender variation in common ragweed (*Asteraceae*: *Ambrosia artemisiifolia* L.), a monoecious, annual herb // Oecologia. 1986. Vol. 70. N 1. P. 63—67.

*Preston R. E.* Pollen-ovule ratios in the *Cruciferae* // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 12. P. 1732—1740.

*Robbins L., Travis J.* Examining the relationship between functional gender and gender specialization in hermaphroditis plants // Amer. Natur. 1986. Vol. 128. N 3. P. 409—415.

*Shukla R. P., Pandey U. N.* On the reproductive phenology and sex ratio of *Mallotus philippensis* Muell. Arg. // Curr. Sci. (India). 1991. Vol. 61. N 5. P. 354—356.

*Sun M., Ganders F. R.* Female frequencies in gynodioecious populations correlated with selfing rates in hermaphrodites // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 11. P. 1645—1648.

*Sutherland S.* Floral set ratios, fruit-set and resource allocation in plants // Ecology. 1986. Vol. 67. N 4. P. 991—1001.

*Willson M.* Sexual selection and dicliny in angiosperms // Amer. Natur. 1982. Vol. 119. N 4. P. 579—583.

Ульяновский государственный
педагогический университет

Получено 6 II 1996

## SUMMARY

The analysis and evaluation of sexual differentiation in natural coenopopulations of *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*) in the Middle Volga region is reported. The dynamics of coenopopulation sexual structure and floral sex-ratio as the results of long-term observation are characterized. There are sexual polymorphism, e. g. combination of gynodioecy with gynomonoecy and partial androsterility. The proportion of female form is constant. The floral sex-ratio is very mobile and displays the phenotypic gender variation. Patterns of sexual structure of coenopopulation depend on the phytocoenotic situation. Gynomonoecy is considered as more expedient model of sexual differentiation as compared with gynodioecy and dioecy. As a component of seed reproduction system, the specific features of sexual differentiation in *Dianthus stenocalyx* ensure success of multivariable pollination. The attention is given to programme-methodical aspects of the study of sexual differentiation in gynodioecious and gynomonoecious species.

---

УДК 577.472(470.111)

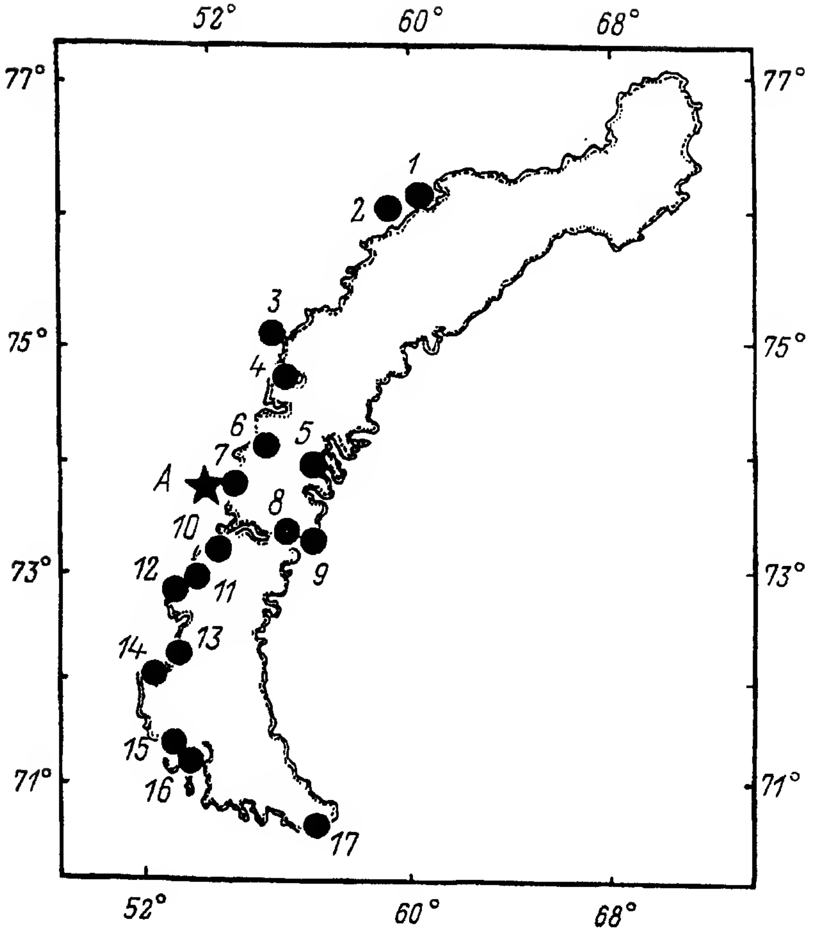
Бот.журн., 1998 г., т. 83, № 3

### © Н. В. Вехов, А. Н. Кулиев

# РАСТЕНИЯ АКВАТОРИЙ И БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ ОЗЕР В ПРИМОРСКОЙ ПОЛОСЕ ПОДЗОНЫ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ

## N. V. VEKHOFF, A. N. KULIEV. PLANTS OF WATER AREAS AND SHORES OF LAKES IN THE SEA-COAST PART OF THE ARCTIC TUNDRA SUBZONE, THE NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO

Во флоре арктических тундр Новой Земли выделяется гидрофильный компонент, состоящий из настоящих водных, прибрежно-водных и болотных видов цветковых растений и мхов. Главными особенностями гидрофильных растительных группировок акваторий и обнажающихся участков дна пресных озер являются доминирование среди настоящих водных и прибрежно-водных видов мхов и значительная бедность цветковыми. Наиболее разнообразные по составу группировки из мхов и цветковых растений обнаружены в основном на суше, вдоль уреза воды. Среди мхов преобладают плюризональные формы, немало арктических и арктоальпийских видов, а среди цветковых преобладают арктические и арктоальпийские виды и ничтожна доля бореальных гидрофитов.



Пункты сборов гидрофильных растений в приморской полосе арктических тундр на архипелаге Новая Земля.

Северный о-в: *1* — п-ов Панкратьева; *2* — о-в Берха и о-в Личутин (Горбовы о-ва); *3* — п-ов Адмиралтейства; *4* — северное и южное побережье Машигиной губы; *5* — Незнаемый залив и Гольцовая губа; *6* — северное и южное побережья Крестовой губы; *7* — северное побережье губы Митюшиха; *8* — северное побережье пролива Маточкин Шар, от залива Течений до мыса Поперечный, заливы Белужий и Меты, пролив Фредди; *9* — северное побережье пролива Маточкин Шар, от района радиостанции «Маточкин Шар» до мыса Выходной. Южный о-в: *10* — южное побережье пролива Маточкин Шар, от устья р. Чиракина до устья р. Маточка; *11* — северное побережье губы Грибовая; *12* — побережье губы Безымянная; *13* — побережье залива Моллера (становище Малые Кармакулы) и Пуховый залив; *14* — северное побережье п-ова Гусиная Земля; *15* — северное и восточное побережья губы Белушья, тундры между Белушьей губой и заливом Рогачева; *16* — северная оконечность о-ва Междушарский, п-ов Ярцева; *17* — побережье п-ова Пиритовый, близ мыса Озерный. *A* — самое северное местонахождение *Hippuris vulgaris* на Новой Земле (мыс Сухой Нос). *1—4*, *8*, *12—14* — по: Lynge, 1922; *4*, *6*, *12—14*, *A* — по: Steffen, 1926; *6*, *8*, *12*, *13*, *15* — по: Назаров, 1926; *8*, *9*, *13* — по: Толмачев, 1932а, б; *10*, *15* — по: Толмачев, Блументаль, 1931; *13*, *15* — по: Перфильев, 1928; *6—8*, *10*, *11*, *15—17* — данные авторов.

Флора мхов и цветковых растений арктических тундр Новой Земли интенсивно изучалась в первой половине XX в. Этими исследованиями установлено произрастание 208 видов цветковых (Lynge, 1923; Назаров, 1926; Перфильев, 1928; Steffen, 1928; Толмачев, 1931, 1932а, б, 1936; Толмачев, Блументаль, 1931; Александрова, 1950) и несколько десятков видов мхов (Абрамова и др., 1961). Определено место флоры цветковых в общей системе Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978). После 30-х годов ботанические исследования на архипелаге прекратились.

Экспедициями ВНИИ природы Министерства природы РФ (А. Н. Кулиев, 1993 г.) и Российского НИИ культурного и природного наследия Министерства культуры РФ и РАН (Н. В. Вехов, А. Н. Кулиев, 1994 г.) на архипелаге были возобновлены ботанические сборы. Районы работ авторов приведены на рисунке. В каждой из точек обследованы участки побережий шириной до 3—5 км в глубь суши. В естественных биотопах было отмечено 196 видов сосудистых растений, среди них 12 видов, ранее не известных для Новой Земли (*Potamogeton pectinatus* L., *Elymus macrourus* (Turcz.) Tzvel., *Poa glauca* Vahl, *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries, *Trollius europaeus* L., *Potentilla gelida* C. A. Mey. subsp. *boreo-asiatica* Jurtz. et R. Kam., *Alchemilla subcrenata* Bus., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Myosotis palustris* (L.) L., *Adoxa moschatellina* L., *Primula farinosa* L., *Taraxacum croceum* Dahlst.). С учетом новых данных флора цветковых естественных биотопов включает в себя 220 видов. Все гербарные сборы хранятся в Российском НИИ культурного и природного наследия Министерства культуры РФ и РАН (Москва).

Поскольку среди недавно найденных на Новой Земле цветковых оказалось несколько гидрофитов, в целом редких для островных суш Баренцевоморья, особое внимание при ботанических исследованиях на архипелаге было обращено на изучение состава, особенностей распространения и биотического распределения гидрофильных видов мхов и цветковых в различных озерах арктических тундр архипелага. Для выявления пределов распространения гидрофитов на побережьях архипелага вне обследованных авторами точек были использованы сведения, приводимые в цитируемых в настоящей статье литературных источниках.

Мхи определены М. С. Игнатовым (Главный ботанический сад РАН, Москва) и О. М. Афониной (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург); названия мхов даны по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992). Названия сосудистых растений приведены по сводкам А. П. Белавской (1994) и С. К. Черепанова (1981).

В акваториях и по берегам самых разных озер, на болотах, вдоль русел рек и ручьев и на других участках суши с переувлажненными грунтами произрастает около 70 видов цветковых и несколько десятков видов мхов. Часть из них — виды с широкой экологической амплитудой в арктических тундрах, обычные и многочисленные также и на возвышенных участках рельефа, где почвы менее насыщены водой. В настоящей работе авторы в состав экологического комплекса гидрофильных растений во флоре архипелага включили лишь те виды мхов и цветковых, которые произрастают на прибрежных мелководьях водоемов (на глубине от уреза воды до 1.5—2.0 м), обнажающихся при падении уровня воды участках дна и вдоль самого берегового уреза в полосе шириной до 0.3—0.5 м. За внешнюю границу произрастания растений гидрофильного экологического комплекса был принят предел распространения на суше зарослей, образуемых обычными в водоемах Севера цветковыми — *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Carex aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult., *Hippuris vulgaris* L., *Ranunculus hyperboreus* Rottb. и *R. pallasii* Schlecht. Это согласуется с общими принципами выделения гидрофильных группировок растений, развивающихся в водоемах и по их побережьям (Распопов, 1985; Папченков, 1995).

В пределах обследованных участков приморской полосы архипелага Новая Земля наиболее распространены следующие типы биотопов гигрофильных растений: 1) термокарстово-эрозионные и эрозионно-ледниковые озера на высоких древних морских (V—VIII) террасах (высота до 200—250 м над ур. м.); 2) ледниково-подпрудные водоемы на нижних древних морских (III—IV) террасах (до 70 м над ур. м.); 3) термокарстовые озера на приморских равнинах между моренными грядами (высота до 30 м над ур. м.) и на их плоских вершинах; 4) постоянные водоемы в западинах на участках со слабым торфонакоплением на осоково-пушицевых болотах; 5) пойменные озера и постоянные лужи на расширенных устьевых участках рек; 6) отшнуровавшиеся от моря или еще соединенные с ним небольшими протоками озера-лагуны с пресной или слабосоленой водой.

Для большинства этих биотопов, кроме термокарстовых озер между моренными грядами на приморских равнинах, различных пойменных водоемов и лагун, характерно распространение обедненных органикой донных грунтов из гальки, песка глины с валунами. Лишь в термокарстовых и пойменных водоемах и лагунах, где по берегам в обилии держатся стаи линных гусей и лебедей, отмечено обогащение водной толщи и донных грунтов биогенными элементами, поступающими с экскрементами птиц. Донные грунты в таких водоемах представлены в основном наилком с торфом, покрывающими слоем до 0.1—0.5 м песчано-глинисто-галечниковые отложения. Как правило, большинство озер имеет атмосферно-снеговое или смешанное (атмосферно-снеговое и ледниковое) питание. В течение бесснежного периода уровень воды падает в разных биотопах в среднем до 0.3—0.6 м. Озерные ванны — молодые по возрасту и часто расположены среди незадернованных склонов моренных холмов и выходов коренных пород. В течение безледного периода водная толща их прогревается не выше 12—13 °С (в основном температура воды сохраняется на уровне 5—10.5 °С), а вегетационный сезон длится не более 2.5 мес.

На прибрежных мелководьях водоемов (на глубине от уреза воды до 1.0—1.5 м), на обнажающихся при падении уровня воды участках дна и на суше вдоль самого уреза воды (в полосе шириной до 0.3—0.5 м) произрастают 24 вида мхов (табл. 1) и 39 видов цветковых растений (табл. 2).

Бóльшая часть мхов — в основном плюризональные виды с высокой экологической пластичностью, способные заселять самые разные влажные и переувлажненные биотопы и образовывать здесь массовые заросли. 2 вида ранее не были указаны для Новой Земли — *Blindia acuta* и *Meesia longiseta*; это плюризональные виды, широко известные для лесной и тундровой зон Евразии (Абрамова и др., 1961). Арктических и арктоальпийских видов всего 4: *Cinclidium subrotundrum, Campylium zemliae, Limprichtia revolvens* и *Loeskypnum badium.*

Цветковые растения представлены в основном обычными в тундровой зоне видами с северным распространением (29 видов, или 76.3 % от общего количества гигрофитов на архипелаге): арктические — 16 видов, арктоальпийские — 6, гипоарктические — 7. Среди цветковых на прибрежных мелководьях, на обнажающихся участках дна и на суше воль уреза воды намного меньше видов с более южными ареалами (9 видов, или 23.7 %), из них бореальных — 6 видов, а арктобореальных — 3.

Группа собственно гидрофитов среди цветковых по составу намного беднее, чем таковая на материковой суше, в полосе субарктических тундр, и содержит всего 9 видов (23.7 % от общего числа видов, обнаруженных на прибрежных мелководьях водоемов, обнажающихся участках дна и на суше вдоль уреза воды): *Potamogeton pectinatus, Arctophila fulva, Carex aquatilis* subsp. *stans, Caltha palustris, Batrachium eradicatum, Ranunculus pallasii, Hippuris vulgaris, H. lanceolata, Comarum palustre.* Эти виды могут быть отнесены в целом к комплексу редких видов в составе флоры арктических тундр Новой Земли.

Остальные виды гидрофильных цветковых (29 видов, или 76.3 %) более широко распространены в арктических тундрах архипелага. Кроме других биотопов они произрастают и на переувлажненных участках суши, в основном на узкой полосе вдоль урезов воды озер и различных постоянных западин.

В литературе нет сведений о местонахождениях отмеченных авторами гидрофитов (кроме *Arctophyla fulva, Ranunculus pallasii* и *Hippuris vulgaris*) севернее южных границ арктической тундры — на архипелагах Новая Земля, Свальбард и Земля Франца-Иосифа, о-ве Медвежий (Арктическая..., 1960—1987; Флора северо-востока..., 1974—1977). Поэтому интересна информация о крайних северных точках находок редких видов гидрофильных растений на побережье Новой Земли.

Отдельные местонахождения этих видов значительно удалены друг от друга. Новоземельские местонахождения *Potamogeton pectinatus, Caltha palustris, Batrachium eradicatum, Comarum palustre, Hippuris vulgaris* и *H. lanceolata* — самые северные из ныне известных в Европе. На Северном о-ве *Batrachium eradicatum* обнаружен на северном побережье губы Митюшиха, а *Hippuris vulgaris* — на побережье мыса Сухой Нос (обе точки находятся на одной широте — около 73° 45′ с. ш.). *Batrachium eradicatum* встречается и южнее: на Северном о-ве — на северо-восточном побережье пролива Маточкин Шар (между мысом Поперечный и заливом Тюлений); на Южном

ТАБЛИЦА 1

Распространение мхов на дне и вдоль уреза воды в озерах на побережье архипелага Новая Земля

| Вид | Местонахождение (см. рисунок) |
|---|---|
| *Blindia acuta* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. | *3* |
| *Bryum* cf. *pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaert. et al. | *5* |
| *Cinclidium subrotundrum* Lindb. | *4* |
| *Plagiomnium* cf. *ellipticum* (Brid.) T. Kop. | *4* |
| *Meesia longiseta* Hedw. | *2* |
| *M. triquetra* (Richter) Aongstr. | *1* |
| *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. | *8* |
| *C. giganteum* (Schimp.) Kindb. | *1—8* |
| *C. richardsonii* (Mitt.) Kindb. in Warnst. | *1, 5* |
| *Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens. | *5* |
| *C. zemliae* C. Jens. | *5* |
| *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. | *1—8* |
| *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenaes | *5* |
| *Limprichtia cossonii* (Schimp.) Anderson et al. | *5* |
| *L. revolvens* (Sw.) Loeske | *1—8* |
| *Loeskypnum badium* (Hartm.) Paul (?) | *3* |
| *Pseudocalliergon brevifolius* (Lindb.) Hedenaes | *3* |
| *P. turgescens* (T. Jens.) Loeske | *1, 5* |
| *Sarmentypnum sarmentosum* (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop. | *3, 5* |
| *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. | *1—8* |
| *Warnstorfia exannulata* (Guemb. in B. S. G.) Warnst. | *1—8* |
| *W. fluitans* (Hedw.) Warnst. | *5* |
| *W. pseudostraminea* (C. Muell.) Tuom. et Kop. | *3* |
| *W. trichophylla* (Warnst.) Tuom. et Kop. | *3* |

о-ве — на восточном побережье Белушьей губы (близ пос. Белушья Губа) и на юго-восточной оконечности острова (п-ов Пиритовый) (см. рисунок). *Caltha palustris* произрастает только в южной части Южного о-ва — на восточном побережье Белушьей губы (в окр. пос. Белушья Губа), на о-ве Междушарский (п-ов Ярцева) и юго-восточной оконечности острова (на п-ове Пиритовый) (см. рисунок). Распространение *Hippuris vulgaris* на архипелаге ограничено в основном Южным о-вом — побережье залива Моллера (близ становища Малые Кармакулы), северное побережье п-ова Гусиная Земля и все другие точки острова, обследованные авторами (см. рисунок). Здесь же в галофитных группировках отмечен *H. lanceolata*. *Comarum palustre* обнаружен всего в двух точках Южного о-ва — в устье р. Маточка (губа Поморская) и в устье р. Юнко (северное побережье Белушьей губы). *Potamogeton pectinatus* — самый редкий среди этих видов; отмечен лишь на п-ове Пиритовый (см. рисунок).

Видимо, заселяемые этими растениями биотопы приурочены к ограниченным по площади территориям локальных рефугиумов, где теплолюбивые элементы флоры сохранились со времен потепления климата в послеледниковье. Именно здесь обнаружены другие растения — представители бореального и гипоарктического комплексов (*Betula nana* L., *Rubus chamaemorus* L., *Chamaenerion latifolium* (L.) Th. Fries et Lange, *C. angustifolum* (L.) Scop., *Pyrola rotundifolia* L., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.) (наши данные; Lynge, 1923; Назаров, 1926; Перфильев, 1928; Steffen, 1928; Толмачев, 1931, 1932а, б, 1936; Толмачев, Блументаль, 1931). Существование рефугиумов и их роль в формировании местной флоры на Новой Земле отмечают Е. С. Малясова и Л. Р. Серебрянный (1993).

Распространение других, более обычных для архипелага (табл. 2) видов цветковых, которые были обнаружены авторами в различных водных биотопах и на переувлажненных грунтах вокруг них, намного шире. От южных побережий Южного

## ТАБЛИЦА 2

### Распространение цветковых растений на дне акваторий и вдоль урезов воды в озерах на побережье архипелага Новая Земля

| Вид | Географические группы | | Местонахождение (см. рисунок) |
|---|---|---|---|
| | А | Б | |
| *Equisetum arvense* L. | га | ц | *5—17* |
| *Potamogeton pectinatus* L. | б | п | *17* |
| *Alopecurus alpinus* Smith | га | се | *5—17* |
| *A. pratensis* L. subsp. *alpestris* (Wahlenb.) Seland. | б | ц | *5—7, 9, 10, 13, 17* |
| *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. | га | ц | *5, 6—16* |
| *P. alpina* L. | аа | амфиок | *2—17* |
| *P. arctica* R. Br. | а | ц | *6—17* |
| *Dupontia fisheri* R. Br. | а | ц | *3—17* |
| *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. | га | ц | *4—17* |
| *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. | а | ц | *1—17* |
| *P. concinna* (Th. Fries) Lindeb. | а | еаз | *2—6, 8, 9, 11, 13, 17* |
| *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scrinb. et Merr. | а | ц | *2, 10, 11* |
| *P. tenella* (Lange) Holmb. | а | ваес | *6, 7, 15, 17* |
| *P. coarctata* Fern. et Weath. | а | ц | *6, 17* |
| *Pleuropogon sabinii* R. Br. | а | еаз | *2—17* |
| *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. | аа | ц | *1—17* |
| *Eriophorum polystachion* L. | аб | ц | *3—17* |
| *E. russeolum* Fries | га | ц | *6—17* |
| *E. medium* Anderss. | га | ц | *8, 11, 15, 17* |
| *E. scheuchzeri* Hoppe | аа | ц | *3—17* |
| *E. vaginatum* L. | аб | ц | *6—16* |
| *Carex aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. | а | ц | *3—16* |
| *C. saxatilis* L. | аа | сиб-ам | *6—11, 15—17* |
| *C. misandra* R. Br. | а | ц | *5—11, 15—17* |
| *C. parallela* (Laest.) Sommerf. subsp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. | а | е | *11, 15, 17* |
| *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith | а | ц | *11—13, 15, 17* |
| *Luzula arcuata* (Wahl.) Sw. | га | е | *6—17* |
| *L. nivalis* (Laest.) Spreng. | а | ц | *1—17* |
| *Juncus biglumis* L. | аа | ц | *1—17* |
| *J. triglumis* L. | аа | ваес | *6—17* |
| *Caltha palustris* L. | б | ц | *15—17* |
| *C. arctica* R. Br. | а | ц | *1—17* |
| *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries | б | еам | *6, 8, 15* |
| *Ranunculus hyperboreus* Rottb. | га | ц | *1—17* |
| *R. pallasii* Schlecht. | а | ц | *6—17* |
| *R. pygmaeus* Wahlenb. | а | ц | *3—17* |
| *Comarum palustre* L. | аб | ц | *10, 14, 15* |
| *Hippuris vulgaris* L. | б | ц | *8, 13—17* |
| *H. lanceolata* Retz. | а | ц | *15—17* |

Примечание. Географические группы растений: А — широтные (а — арктические, аа — арктоальпийские, аб — арктобореальные, б — бореальные, га — гипоарктические), Б — долготные (амфиок — амфиокеанические; ваес — восточноамериканско-европейско-сибирские; е — европейские; еам — европейско-американские; еаз — евразиатские; ес — европейско-сибирские; п — плюризональные; сиб — сибирские; сиб-ам — сибиро-американские; ц — циркумполярные).

о-ва примерно до широты средней части Северного о-ва и даже севернее встречаются *Poa alpina, Dupontia fisheri, Phippsia algida, P. concinna, Arctagrostis latifolia, Eriophorum polystachion, E. scheuchzeri, E. vaginatum, Carex aquatilis* subsp. *stans, C. rariflora, Luzula nivalis, Juncus biglumis, Caltha palustris, Ranunculus hyperboreus* и *R. pygmaeus*. Из гигро-гидрофитов дальше всех на север арктических тундр заходит только *Carex aquatilis* subsp. *stans* (табл. 2); этот вид осок достигает широты п-ова Адмиралтейства (см. рисунок).

Самый бедный состав цветковых и разнообразная бриофлора выявлены вдоль уреза воды эфемерных водоемов с атмосферным питанием. В годы с обычными климатическими условиями (1994 г.) в течение вегетационного периода они постоянно заполнены водой, но ее уровень меняется; в сухие же годы (1993 г.) они совсем пересыхают. Из-за нестабильности уровня воды прибрежно-водный комплекс растений не выражен, и лишь по берегам таких понижений с водой встречаются отдельные куртины *Carex aquatilis* subsp. *stans, Eriophorum polystachion, E. scheuchzeri.* На дне обычны мхи *Meesia triquetra, Calliergon giganteum, C. richardsonii, Drepanocladus aduncus, Limprichtia revolvens, Pseudocalliergon turgescens, Scorpidium scorpioides, Warnstorfia exannulata* и др. (табл. 1). Как редкий вид для этих биотопов отмечен *Ranunculus hyperboreus.*

Иной характер имеет гидрофильная растительность в озерах на нижних древних морских террасах. Лишь здесь обнаружены настоящие гидрофиты (*Potamogeton pectinatus* и *Batrachium eradicatum*); вокруг них, вдоль урезов воды, встречается ряд видов цветковых (*Pleuropogon sabinii, Carex parallela* subsp. *redowskiana, C. rariflora*), отсутствующих в пойменных местообитаниях, а по берегам таких озер по составу и структурным особенностям растительных группировок четко различаются два пояса гидрофитов. Во внешнем поясе — на суше вдоль уреза воды — отмечены осоково-злаковые и пушицево-осоковые ассоциации с доминированием *Poa arctica, P. alpigena, Phippsia algida, P. concinna, Arctagrostis latifolia, Eriophorum polystachion, E. russeolum, E. medium, E. scheuchzeri, E. vaginatum, E. brachyantherum* Trautv. et C. A. Mey., *Carex aquatilis* subsp. *stans, C. saxatilis, C. misandra, C. parallela* subsp. *redowskiana, C. rariflora, Luzula arcuata, L. nivalis, Juncus biglumis, J. triglumis, Ranunculus hyperboreus, R. pallasii.* Второй пояс, занимающий прибрежные мелководья (на глубине от уреза воды до 1.0—1.5 м) и обнажающиеся при понижении уровня воды участки дна, представлен околобереговыми и прибрежно-водными группировками. Здесь доминируют среди цветковых — *Arctophila fulva, Ranunculus pallasii, Carex aquatilis* subsp. *stans* и др., среди мхов — *Calliergon cordifolium, C. giganteum, C. richardsonii, Drepanocladus aduncus, Hamatocaulis vernicosus, Limprichtia cossonii, L. revolvens, Sarmentypnum sarmentosum, Scorpidium scorpioides, Warnstorfia exannulata, W. fluitans* и *W. pseudostraminea.*

Характерная особенность водной растительности таких озер — преобладание мхов и формирование ими разрастаний на дне; цветковые представлены редкими куртинами и единичными растениями. Куртины мхов (по встречаемости доминируют *Calliergon cordifolium, C. giganteum, Sarmentypnum sarmentosum, Scorpidium scorpioides, Warnstorfia exannulata, W. fluitans*) разбросаны вдоль уреза воды среди гальки и валунов на глубине до 0.3—1.8 м (их ширина до 0.5—2.5 м). Среди мхов и на незаросших участках дна отмечены *Potamogeton pectinatus, Carex aquatilis* subsp. *stans, Batrachium eradicatum, Ranunculus hyperboreus* и *Hippuris vulgaris.* Формирование сплошных зарослей мхов на дне озер — редкое явление. Оно отмечено дважды: в озерах на северном побережье губы Грибовая, в обширном, начинающем заполняться торфом провально-термокарстовом понижении в бассейне р. Плутовка, а также в небольших озерах на побережье залива Тюлений, где мхами занято до 75—90 % площади дна.

Совершенно иной характер имеет водная растительность в озерах на верхних морских террасах (северное побережье залива Тюлений, северо-восточная часть пролива Маточкин Шар и северное побережье губы Грибовая). Подобные водоемы расположены среди осыпающихся и незадернованных горных склонов, вокруг них практически отсутствует растительный покров и нет околоводной растительности. Каменистые, слегка покрытые налетом ила и галечниково-суглинистые грунты таких озер заняты только куртинами мхов (*Blindia acuta, Calliergon giganteum, Drepanocladus aduncus, Limprichtia revolvens, Loeskypnum badium, Pseudocalliergon brevifolius, Sarmentypnum sarmentosum, Scorpidium scorpioides, Warnstorfia exannulata, W. pseudostraminea* и *W. trichophylla*). Обнаружены единичные экземпляры *Pleuropogon sabinii.*

В различных пойменных водоемах характер гидрофитной растительности во многом сходен с таковым озер на нижних морских террасах. Но в отличие от последних здесь богаче видовой состав группировок, занимающих участок суши вдоль уреза воды. У самой воды встречаются *Equisetum arvense, Alopecurus alpinus, A. pratensis* subsp. *alpestris, Poa alpina, Dupontia fisheri, Caltha palustris, C. arctica, Ranunculus pygmaeus, Comarum palustre,* не обнаруженные в озерах нижних морских террас.

Интерес представляют лагунные озера с незадернованными и задернованными берегами среди приморских лугов и пересыпей, на галечниково-песчаных косах в устьях рек и на мысах, где из-за частого затопления морскими водами при высоких приливах и штормах почва в разной степени засолена и формируются галофитные группировки. В них развивается лишь околоводный комплекс, занимающий узкую полосу в зоне заплесков (ширина до 1.5—2.0 м). Кроме обычных для переувлажненных участков суши видов на Северном и Южном островах вдоль уреза воды озер-лагун отмечены северные галофиты *Puccinellia phryganodes, P. tenella, P. coarctata*; обычными видами являются *Ranunculus pallasii, R. hyperboreus.* В южной части Южного о-ва к ним добавляется и *Hippuris lanceolata.*

Таким образом, в составе флоры подзоны арктических тундр выделяется гидрофильный компонент, состоящий из мхов и цветковых и образованный настоящими водными, прибрежно-водными и болотными растениями. Состав и специфика биотопического распределения гидрофильных растений в приморской части арктических тундр Новой Земли существенно отличаются от таковых южной полосы тундровой зоны материковой суши. Главные особенности гидрофильных растительных группировок акваторий и обнажающихся участков дна различных пресных озер — доминирование мхов и значительная бедность цветковыми растениями среди настоящих водных и прибрежно-водных видов. Наиболее разнообразные по составу группировки из мхов, болотных и прибрежно-водных видов цветковых растений обнаружены в основном на суше, вдоль уреза воды, где много и эвритопных видов, произрастающих также на удаленных от водоемов участках суши с меньшим увлажнением. Среди мхов, произрастающих в озерах и по их берегам, преобладают плюризональные виды, но мало арктических и арктоальпийских. Среди цветковых доминируют арктические и арктоальпийские виды и ничтожна доля бореальных гидрофитов; они встречаются в основном в озерах нижних морских террас.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 711 с.

*Александрова В. Д.* Новые данные о флоре Южного острова Новой Земли // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55. № 4. С. 75—85.

*Арктическая* флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1960—1987. Вып. 1—10.

*Белавская А. П.* Водные растения России и сопредельных государств (прежде входящих в СССР). СПб., 1994. 64 с.

*Малясова Е. С., Серебрянный Л. Р.* Естественная история Новой Земли // Тр. Морской арктической комплексной экспедиции под общей редакцией П. В. Боярского. М., 1993. Вып. 3. Новая Земля. Т. 2. С. 10—22.

*Назаров М. И.* Материалы по флоре Новой Земли // Тр. Пловучего морск. науч. ин-та. М., 1926. Вып. 11. С. 3—20.

*Папченков В. Г.* О ветландах и их классификации // IV Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 60—62.

*Перфильев И. А.* Материалы к флоре островов Новой Земли и Колгуева. Архангельск, 1928. 73 с.

*Распопов И. М.* Высшая водная растительность больших озер северо-запада СССР. Л., 1985. 200 с.

*Толмачев А. И.* Материалы для флоры европейских арктических островов // Журн. Русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16. № 5-6. С. 460—472.

*Толмачев А. И.* Материалы для флоры района полярной геофизической обсерватории Маточкин Шар и сопредельных частей Новой Земли. Ч. 1 // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932а. Вып. 24. С. 275—279.

*Толмачев А. И.* Материалы для флоры района полярной геофизической обсерватории Маточкин Шар и сопредельных частей Новой Земли. Ч. 2 // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932б. Вып. 25. С. 101—120.

*Толмачев А. И.* Обзор флоры Новой Земли // Arctica. 1936. Вып. 4. С. 143—178.

*Толмачев А. И., Блументаль И. Х.* Материалы для флоры Новой Земли // Тр. Бот. музея АН СССР. 1931. Т. 23. С. 197—209.

*Флора* северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

*Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Доклады, заслушанные на симпозиуме «Флористическое ограничение и разделение Арктики» (8 VII 1975, Ленинград, XII Междунар. ботанический конгр.). Л., 1978. С. 9—104.

*Ignatov M. S., Afonina O. M.* Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. N 1-2. P. 1—85.

*Lynge B.* Vascular plants from Novaya Zemlya // Reports of the scientific results of the Norwegian expedition to Nowaya Zemlya, 1921. Kristiania, 1923. N 13. P. 3—140.

*Steffen H.* Beitrage zur Flora und Pflanzengeographie von Nowaja Semlia, Waigatsch und Kolguew // Beihefte zur Bot. Zetralblatt. 1928. Bd 24. Abt. 2. S. 284—361.

Российский НИИ культурного
и природного наследия
Министерства культуры РФ и РАН
Москва

Получено 1 VI 1995

## SUMMARY

The hydrophilous complex in the flora of mosses and vascular plants of arctic tundra is described in the Novaya Zemlya Archipelago. This complex includes littoral and boggy species of vascular plants. The main features of hydrophilous plant associations in water and dry bottom of freshwater lakes are the dominance of water and littoral mosses and infrequency of species of flowering plants. Only 9 species of hydrophytes (hydatophytes and hygro-hydrophytes) are known in the flora, *Potamogeton pectinatus*, *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis* subsp. stans, *Caltha palustris*, *Batrachium eradicatum*, *Ranunculus pallasii*, *Hippuris vulgaris*, *H. lanceolata*, *Comarum palustre*. The most diverse associations were found in shores of different island waterbodies. It was concluded that plurizonal species of mosses are dominant, arctic and arctic-alpine species are few. By contrast, arctic and arctic-alpine species predominate among flowering plants.

УДК 581.553(571.651.8) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 3

© Н. А. Секретарева

# ТУНДРОВЫЕ ПЛАКОРНЫЕ СООБЩЕСТВА В ВЕРХОВЬЯХ РЕКИ НЕИЗВЕСТНОЙ (ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ)

N. A. SEKRETAREVA. THE TUNDRA ZONAL COMMUNITIES IN THE UPPER REACHES OF THE NEIZVESTNAYA RIVER (WRANGEL ISLAND)

Подробно охарактеризованы плакорные сообщества, приуроченные к умеренно дренированным и увлажненным центральным частям водоразделов в районе верховьев р. Неизвестной. Дается описание ассоциации Carici lugentis — Hylocomietum alaskani ass. nov., представляющей собой зональную растительность северных гипоарктических (или типичных) тундр и являющейся экстразональной для арктических тундр о-ва Врангеля.

Многообразие растительного покрова о-ва Врангеля достаточно хорошо отражено в литературе (Городков, 1958а, б; Петровский, 1967, 1985; Юрцев, 1989; Юрцев и др., 1989). Взгляды на зональное положение о-ва Врангеля по мере его исследования заметно менялись. Так, если первоначально растительный покров острова рассматривали как типичный образец арктических пустынь (Городков, 1958а, б), то позже бóльшую часть его территории относили уже к подзоне арктических тундр (Александрова, 1977; Юрцев, 1987), а район верховьев р. Неизвестной, расположенный в центральной части о-ва Врангеля, — к особому варианту, сочетающему в себе признаки разных подзон: северных гипоарктических (или типичных) и арктических тундр (Юрцев и др., 1989).

Благодаря горному массиву, занимающему центральную часть острова, внутренние долины острова летом защищены от холодных северных ветров и морских туманов, а зимой в них аккумулируется больше снега, таяние которого обеспечивает дополнительной влагой обширные территории, примыкающие к горам. Именно для этой территории отмечен наиболее теплый и континентальный климат, что благоприятствует не только сохранению и процветанию здесь ряда гипоарктических и бореальных видов, отсутствующих на остальной территории о-ва Врангеля (Юрцев и др., 1989), но и распространению не свойственных для арктических районов зарослей кустарников (Секретарева, 1994, 1995) и гипоарктических тундр на плакорах (Петровский, 1985). В то же время по плакорной растительности, которая в наибольшей степени соответствует макроклимату, судят о зональном положении территории.

В верховьях р. Неизвестной центральные части выровненных умеренно дренированных щебнисто-суглинистых и суглинистых речных террас, образующих водоразделы мелких речек и ручьев, заняты пятнистыми тундрами с господством *Salix reptans*,[1] *Dryas punctata* и *Carex lugens*. В целом тундровые сообщества с доминированием этих видов широко распространены по всему о-ву Врангеля (Петровский, 1967, 1985; Юрцев, 1989), но при сравнительно однородном флористическом составе они физиономически очень разнообразны: от полигональных и пятнистых тундр до сообществ с почти сплошным растительным покровом. Пятнистые тундры на водоразделах в верховьях р. Неизвестной мы относим к ассоциации Carici lugentis — Hylocomietum alaskani ass. nov., представляющей собой зональную растительность в данном районе о-ва Врангеля. Ниже приведен диагноз данной ассоциации согласно правилам кодекса фитосоциологической номенклатуры (Barkman et al., 1986).

## Ассоциация Carici lugentis — Hylocomietum alaskani ass. nov.

**Состав.** Диагностическая группа видов включает в себя цветковые — *Carex lugens*, *Dryas punctata* и *Salix reptans*, мхи — *Hylocomium alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* и *Drepanocladus uncinatus* (см. таблицу). Все эти виды

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по сводке «Арктическая флора СССР» (1961—1987), мхов — по работе О. М. Афониной и Н. А. Секретаревой (1994), лишайников — по работе J. Poelt (1973).

## Видовой состав тундровых сообществ на водоразделах в верховьях реки Неизвестной

| Синтаксоны | Асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | Сообщества с *Salix glauca* | | | | Сообщества с *Salix pulchra* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Местоположение | Плакоры, центральные части водоразделов | | | | | | | | | | Краевые части водоразделов | | | | Понижения на водоразделах | | | | |
| Номер описания | *1* | *2* | *3* | *4* | *5* | *6* | *7* | *8* | *9* | *10* | *11* | *12* | *13* | *14* | *15* | *16* | *17* | *18* | *19* |
| Проективное покрытие, % | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| кустарники | 40 | 55 | 30 | 25 | 40 | 20 | 25 | 35 | 25 | 15 | 25 | 65 | 40 | 45 | 45 | 45 | 60 | 70 | 80 |
| кустарнички | 45 | 40 | 50 | 55 | 45 | 40 | 45 | 40 | 30 | 30 | 40 | 45 | 5 | 35 | 40 | 25 | 15 | | |
| злаки | 5 | 7 | 10 | 10 | 10 | 7 | 10 | 15 | 15 | 20 | 25 | 25 | 15 | 30 | 20 | 20 | 7 | 25 | 7 |
| осоковидные | 50 | 55 | 40 | 40 | 55 | 45 | 55 | 55 | 55 | 50 | 45 | 45 | 10 | 3 | 80 | 85 | 85 | 90 | 80 |
| разнотравье | 10 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 5 | 7 | 10 | 15 | 15 | 35 | 35 | 35 | 5 | 5 | 5 | 15 | 15 |
| мхи | 50 | 55 | 45 | 55 | 60 | 40 | 35 | 40 | 50 | 40 | 50 | 40 | 10 | 10 | 85 | 90 | 80 | 85 | 80 |
| лишайники | 25 | 35 | 40 | 30 | 20 | 25 | 20 | 10 | 15 | 10 | 20 | 10 | 15 | 5 | 10 | 15 | 2 | + | |
| Число видов в сообществе | 86 | 80 | 86 | 78 | 80 | 83 | 61 | 73 | 79 | 78 | 67 | 72 | 56 | 50 | 69 | 56 | 43 | 52 | 38 |
| Диагностические виды асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Carex lugens* | 3 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 1 | r | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 |
| *Dryas punctata* | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | | |
| *Salix reptans* | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 1 | 2 | + | | 2 | 1 | + | 2 | 2 |
| *Drepanocladus uncinatus* | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | + | + | | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *Tomenthypnum nitens* | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | + | + | | | 2 | 1 | 2 | 2 | |
| *Aulacomnium turgidum* | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | + | | | | 1 | | + | + | + |
| *Hylocomium alaskanum* | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | + | | | | | | | | |
| Дифференцирующие виды асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii* | + | + | + | r | + | + | + | + | + | + | | r | | | + | | | | |
| *Oxyria digyna* | + | r | + | + | + | + | + | + | r | r | r | | | r | | | | | |
| *Poa malacantha* | r | + | + | r | r | + | r | r | | + | | | | | | | | | |
| *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus* | + | r | r | r | r | + | + | + | | | | + | r | | | r | r | | |
| *Saxifraga funstonii* | + | | r | + | r | r | r | r | | r | | r | | | | | | | |
| *Minuartia macrocarpa* | r | + | r | + | | r | | r | | | + | r | | | | | | | |
| *M. rubella* | | | r | | r | r | | r | r | r | | | | | | | | | |
| *Chrysosplenium wrightii* | | | r | | r | + | | r | r | r | | | | | r | | | | |
| *Saussurea tilesii* | r | + | | r | | r | | r | | r | | | | | | | | | |
| *Papaver lapponicum* subsp. *orientale* | + | + | r | + | r | r | | | | | | | | | | | | | |
| *Hypnum bambergeri* | + | + | + | + | | | + | + | + | + | + | | | | + | | | | |

| Синтаксоны | Асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | Сообщества с *Salix glauca* | | | | Сообщества с *Salix pulchra* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Местоположение | Плакоры, центральные части водоразделов | | | | | | | | | | Краевые части водоразделов | | | | Понижения на водоразделах | | | | |
| Номер описания | *1* | *2* | *3* | *4* | *5* | *6* | *7* | *8* | *9* | *10* | *11* | *12* | *13* | *14* | *15* | *16* | *17* | *18* | *19* |
| ***Brachythecium*** sp. | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | + | | | | | |
| ***B. plumosum*** | + | + | + | + | + | | | + | | | | | | + | | | | | |
| ***Dicranum spadiceum*** | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| ***Bartramia ithyphylla*** | | + | + | + | + | + | | | | | | | + | | | | | | |
| ***Bryum*** sp. | | + | | + | + | + | + | | + | | | | | | | | | | |
| ***Dactylina arctica*** | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | + | | + | | |
| ***Stereocaulon alpinum*** | + | + | + | + | + | | + | + | + | | + | | | | + | + | | | |
| ***Thamnolia vermicularis*** var. ***subuliformis*** | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | + | | | | |
| ***Cetraria islandica*** | + | + | | | + | + | + | + | + | + | | | | | + | | | | |
| ***Peltigera aphthosa*** | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | + | | | |
| ***Nephroma expallidum*** | | + | + | + | | + | | | + | + | + | | | | | | | | |
| ***Rinodina turfacea*** | + | + | + | + | + | | | | | | + | | | + | | | | | |
| ***Psoroma hypnorum*** | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | + | | | | | |
| ***Lobaria linita*** | + | | + | + | + | | | + | | | | | | | | | | | |
| ***Solorina saccata*** | + | | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Caloplaca stilicidiorum*** | | + | + | | | | | + | | | | | | | | | | | |
| ***Collema ceraniscum*** | + | | + | | | | | | + | | | | | | | | | | |
| ***Biatora vernalis*** | | | | | | + | | | + | + | | | | | | | | | |
| ***Leciophysma finmarkicum*** | + | | | | + | | | | + | | | | | | | | | | |
| Виды общие для асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani и сообществ с *Salix glauca* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ***Deschampsia borealis*** | + | + | + | + | + | + | + | 1 | r | + | r | + | + | 2 | + | | + | | |
| ***Arctagrostis arundinacea*** | | r | | + | + | + | + | + | + | + | 2 | 2 | 1 | 1 | | + | | | |
| ***Oxytropis wrangelii*** | + | + | + | + | r | + | + | + | | | r | 2 | + | 2 | r | | | | |
| ***Potentilla hyparctica*** | + | + | + | + | + | + | | r | + | + | + | r | + | + | | | r | | |
| ***Cardamine bellidifolia*** | r | r | r | + | r | + | + | r | r | | + | + | r | | r | | r | | |
| ***Primula borealis*** | | r | r | r | r | r | | | r | r | r | r | + | r | | | | | r |
| ***Rhodiola rosea*** | r | r | r | r | r | r | | r | | | r | | + | + | | | | | |
| ***Trisetum spicatum*** | r | r | + | + | r | r | | r | r | + | | | + | + | | | r | | |
| ***Artemisia tilesii*** | r | r | r | r | r | r | | | r | | | | 1 | + | | | | | |
| ***Polytrichastrum alpinum*** | | + | + | + | + | + | + | | + | + | + | + | + | | + | | | | |
| ***Pohlia cruda*** | + | + | + | + | + | + | + | | + | | + | + | + | | | | | | |
| ***Eurhynchium pulchellum*** | + | + | + | + | + | | + | | | | | | + | + | | | | + | |
| ***Ceratodon purpureus*** | + | + | | | + | + | | | + | | + | + | | | | | | | |
| ***Polytrichum juniperinum*** | + | + | + | | | | | | | + | + | + | | + | | | | | |
| ***Myurella julacea*** | + | + | + | | | | | | | + | + | + | + | | | | | | |
| ***Cetraria nivalis*** | + | | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | + | | | | | | |
| ***Ochrolechia frigida*** | + | + | | | | + | | | + | | + | | | + | | | | | |

*Продолжение таблицы*

| Синтаксоны | Асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | Сообщества с *Salix glauca* | | | | Сообщества с *Salix pulchra* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Местоположение | Плакоры, центральные части водоразделов | | | | | | | | | | Краевые части водоразделов | | | | Понижения на водоразделах | | | | |
| Номер описания | *1* | *2* | *3* | *4* | *5* | *6* | *7* | *8* | *9* | *10* | *11* | *12* | *13* | *14* | *15* | *16* | *17* | *18* | *19* |
| **Дифференцирующие виды для сообществ с *Salix glauca*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Salix glauca* | r | | | | | | | | | | 2 | 3 | 3 | 3 | | | | r | |
| **Дифференцирующие виды для сообществ с *Sallx pulchra*** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Salix pulchra* | | r | | | r | | | r | | | | | | | 2 | 3 | 4 | 4 | 4 |
| *Eriophorum polystachion* | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 2 | 2 | 4 | + |
| *Arctagrostis latifolia* | | | | | | | + | + | + | + | | | | | 2 | 2 | + | 1 | + |
| *Calamagrostis holmii* | | | | | + | | + | + | + | + | | | | | r | + | + | 1 | + |
| *Rumex arcticus* | | | | | | | | | + | r | | | | | r | r | + | + | r |
| *Pedicularis albolabiata* | | | | | | | | | r | r | | | | | + | r | + | + | r |
| *Aulacomnim palustre* | | | | | | | | | | | | | | | | + | + | + | + |
| *Drepanocladus revolvens* | | | | | | | | | | | | | | | + | + | | + | |
| Константные виды для ассоциации и сообществ с *Salix glauca* и *S. pulchra* | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis* | + | + | + | + | + | + | + | + | 1 | + | 1 | + | + | 1 | + | + | + | 1 | + |
| *Poa arctica* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| *Pedicularis langsdorffii* | + | + | + | + | r | + | + | + | r | r | + | + | r | + | + | + | + | + | + |
| *Polygonum viviparum* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 1 | + | + | + | 1 | 1 |
| *P. bistorta* subsp. *ellipticum* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | r | + | + | + | + | + | + | r | + |
| *Saxifraga cernua* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | r | + | r | r | + | + | + | + | r |
| *S. hieracifolia* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | r | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| *S. nelsoniana* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 1 | + | + | + | 1 | + | + |
| *Stellaria ciliatosepala* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 1 | + | + | + | + | r | + | + | + |
| *Valeriana capitata* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 1 | + | 1 | 2 | + | + | + | r | + |
| *Luzula confusa* | + | 1 | 1 | + | 1 | + | 1 | 1 | r | 1 | + | + | + | + | + | | r | + | + |
| *L. nivalis* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | + |
| *Parrva nudicaulis* | + | + | 1 | 1 | 1 | 1 | + | + | + | 1 | + | r | r | + | + | | r | | r |
| *Saxifraga hirculus* | + | + | + | r | | r | + | + | + | + | r | + | r | | + | + | r | + | + |
| *Festuca brachyphylla* | + | + | + | + | + | + | + | + | r | + | + | + | + | | + | | + | | + |
| *Juncus biglumis* | + | + | r | | r | r | | r | r | + | r | r | r | r | + | r | | | + |
| *Distichium capillaceum* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | | + | |
| *Ditrichum flexicaule* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | + | + | | + | |
| *Campylium stellatum* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | + | + | + | | | |
| *Cetraria cucullata* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | + | + | | |
| *Cladonia pyxidata* | + | | + | | + | + | + | + | + | + | | | + | + | + | | + | + | |

| Синтаксоны | Acc. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | Сообщества с *Salix glauca* | | | | Сообщества с *Salix pulchra* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Местоположение | Плакоры, центральные части водоразделов | | | | | | | | | | Краевые части водоразделов | | | | Понижения на водоразделах | | | | |
| Номер описания | *1* | *2* | *3* | *4* | *5* | *6* | *7* | *8* | *9* | *10* | *11* | *12* | *13* | *14* | *15* | *16* | *17* | *18* | *19* |
| Прочие виды | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Saxifraga foliolosa* | r | | + | r | r | + | | | + | + | r | | | | + | r | + | r | |
| *Astragalus umbellatus* | | | | | + | | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| *Gastrolychnis apetala* | r | | | | r | | r | | r | r | | + | | | r | | | r | |
| *Ranunculus turneri* | r | | | | | | | | | r | | r | + | | + | r | | r | r |
| *Cardamine digitata* | | | | | | | | | | | + | + | + | | r | r | r | + | |
| *Petasites frigidus* | | | | | r | | | | | | r | + | r | | | r | | + | + |
| *Cerastium regelii* | | | | | | | | | | | r | + | r | + | | | r | r | + |
| *Eutrema edwardsii* | | | | | | | + | r | r | | | + | | | + | | r | + | |
| *Senecia atropurpureus* | | | | | | | | r | + | r | | r | r | | | r | + | | |
| *Lagotis minor* | | r | r | | | + | | | + | r | | r | | + | | | | | |
| *Salix lanata* subsp. *richardsonii* | r | | r | | r | | r | + | | | | + | | | | | | + | |
| *S. rotundifolia* | r | | | | | | + | + | r | r | | | | | + | | | | |
| *Ranunculus nivalis* | | | r | | | | | r | r | + | | | | | + | + | r | | |
| *Saxifraga nivalis* | r | | r | r | | r | | | | | | + | r | | | | | | |
| *Myosotis asiatica* | | | | | | r | | | | | r | r | r | | | r | | | |
| *Papaver paucistaminum* | | | | | | | + | | | r | r | r | r | | | | | | |
| *Pedicularis novaiae-zemliae* | r | r | + | | | | | | | | r | r | | | | | | | |
| *Poa alpigena* | r | | + | | 1 | | | | | + | | | + | | | | | | |
| *Carex podocarpa* | r | | + | + | | r | | | | r | | | | | | | | | |
| *Allium schoenoprasum* | r | | + | + | | r | | | | r | | | | | | | | | |
| *Lloydia serotina* | | | | | | r | | | | r | | | r | | | | | r | r |
| *Polemonium acutiflorum* | | | | | | | | | | | r | | r | | | | | + | r |
| *Pedicularis capitata* | | | | | | | | | | | | + | r | | | + | | + | |
| *P. verticillata* | | | | | | r | | | | | | + | r | | | r | | | |
| *Draba pseudopilosa* | + | | r | | | r | | | | | | + | | | | | | | |
| *Dryas chamissonis* | | | r | r | | | | r | | | | | | | + | | | | |
| *Pedicularis hirsuta* | r | + | + | r | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Papaver schamurinii* | r | | | r | r | r | | | | | | | | | | | | | |
| *Plagiomnium ellipticum* | | + | | | | | | | + | + | | | | + | | | | + | + |
| *Bryum pseudotriquetrum* | | | | | | | | + | | | + | | | | + | | | + | + |
| *Hypnum lindbergii* | | | + | | | | | + | | | | | | | + | | | + | + |
| *Timmia austriaca* var. *arctica* | + | | | | | | + | | | | + | + | | | + | | | | |
| *Orthothecium rufescens* | | | + | | | | | | | + | + | + | | | | | | | |
| *O. strictum* | | | | | + | | | | | | | + | | | + | + | | | |
| *Drepanocladus brevifolius* | | | + | | | | | | + | | | + | | | + | | | | |
| *Encalypta alpina* | | | + | + | | | + | | | | | + | | | | | | | |
| *Cirriphyllum cirrosum* | | | + | | | + | | | + | | | | | | + | | | | |

| Синтаксоны | Асс. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani | | | | | | | | | | Сообщества с *Salix glauca* | | | | Сообщества с *Salix pulchra* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Местоположение | Плакоры, центральные части водоразделов | | | | | | | | | | Краевые части водоразделов | | | | Понижения на водоразделах | | | | |
| Номер описания | *1* | *2* | *3* | *4* | *5* | *6* | *7* | *8* | *9* | *10* | *11* | *12* | *13* | *14* | *15* | *16* | *17* | *18* | *19* |
| *Thamnolia vermicularis* | + | + | | | | | | | + | | | + | | | | + | | | |
| *Cetraria tilesii* | | | | | | + | + | + | | | + | | | | | | | | |
| *Peltigera canina* | | + | | | | | | | | + | | | | | + | | | + | |

Примечание. Арабскими цифрами, «r» и «+» обозначены покрытие и обилие по шкале Браун-Бланке. Единично в сообществах встречены: **цветковые** — *Koeleria asiatica* (*1*), *Saxifraga cespitosa* (*2, 4, 6*), *Kobresia myosuroides* (*3, 4*), *Rumex acetosa* subsp. *lapponicus* (*4, 6, 14*), *Taraxacum arcticum* (*5, 6*), *Draba hirta* (*6*), *Saxifraga setigera* (*6, 11*), *S. oppositifolia* subsp. *smalliana* (*7*), *S. serpyllifolia* (*8, 12*), *Carex lachenalii* (*9, 10, 16*), *C. saxatilis* subsp. *laxa* (*9, 19*), *Draba barbata* (*10*), *Sagina intermedia* (*10, 16*), *Thalictrum alpinum* (*10, 14*), *Salix polaris* (*12, 14, 16*), *Campanula uniflora* (*13*), *Draba juvenilis* (*13*), *Erigeron komarovii* (*13*), *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi* (*14*), *Luzula tundricola* (*15, 16*), *Ranunculus affinis* (*15*), *Salix reticulata* (*15, 16*), *Cardamine pratensis* (*17, 18*), *Carex stans* (*18*), *Dupontia psilosantha* (*18*), *Stellaria crassifolia* (*18*); **мхи** — *Hypnum revolutum* (*1, 4, 11*), *Oncophorus wahlenbergii* (*1, 9, 15*), *Tortella fragilis* (*1, 6, 12*), *Bryum subneodamense* (*2*), *Racomitrium canescens* (*2*), *Torularia ruralis* (*2, 8, 12*), *Thuidium abietinum* (*3*), *Isopterygiopsis pulchella* (*4*), *Myurella tenerrima* (*4, 13*), *Philonotis tomentella* (*4, 8, 18*), *Tortella tortuosa* (*4*), *Plagiobryum demisum* (*6*), *Pohlia drummondii* (*7, 14*), *Saelania glaucescens* (*9, 14*), *Tortella arctica* (*9*), *Scorpidium turgescens* (*10, 15, 16*), *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (*12, 14*), *Encalypta procera* (*12*), *Fissidens osmundoides* (*12, 15, 16*), *Dichodontium pellucidum* (*14*), *Pohlia proligera* (*14*), *Cratoneuron filicinum* (*15*), *Oncophorus compactus* (*16*), *Orthothecium chryseon* (*16*), *Bryum cyclophyllum* (*18*), *Hypnum pratense* (*18*), *Drepanocladus aduncus* (*19*); **лишайники** — *Caloplaca jungermanniae* (*1*), *Dactylina ramulosa* (*1, 5*), *Alectoria ochroleuca* (*2*), *Caloplaca tetraspora* (*2*), *Cetraria delisei* (*2, 9, 10*), *Dactylina beringica* (*2*), *Lopadium pezizoideum* (*5*), *Parmeliella praetermissa* (*5, 16*), *Peltigera lepidophora* (*5*), *P. spuria* (*5*), *Cladonia macroceras* (*6, 8, 15*), *Pannaria pezizoides* (*8, 11*), *Cetraria laevigata* (*9*), *Microglaena muscorum* (*9*), *Lecidea ramulosa* (*10, 11*), *Stereocaulon glareosum* (*10, 14*), *Solorina bispora* (*12*), *Cladonia fimbriata* (*15*). В скобках приведены номера описаний.

обильны, имеют высокие встречаемость в сообществах и константность в ассоциации. Среди других дифференцирующих видов ассоциации константны, но чаще мало обильны травы *Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii, Oxyria digyna, Poa malacantha, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, Saxifraga funstonii* и др., мхи — *Hypnum bambergeri, Dicranum spadiceum, Brachythecium plumosum;* лишайники *Dactylina arctica, Peltigera aphthosa, Stereocaulon alpinum, Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis.* Высокую константность в ассоциации имеют также цветковые *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis, Luzula nivalis, L. confusa, Parrya nudicaulis, Polygonum viviparum, P. bistorta* subsp. *ellipticum, Saxifraga cernua, S. hieracifolia, S. nelsoniana, Stellaria ciliatosepala* и др.; мхи *Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule, Campylium stellatum;* лишайники *Cetraria cucullata, C. nivalis,* которые широко встречаются и в других сообществах. Всего в ассоциации отмечено 163 вида, в отдельных сообществах — от 61 до 86.

**Структура.** Для сообществ характерна 3-членная горизонтальная структура регулярно-циклического типа (Matveyeva, 1988). Цикл горизонтальной структуры, регулярно повторяющийся на площади сообщества, состоит из пятна грунта, валика вокруг него и ложбинки между валиками соседних пятен. Элементы мозаики в среднем составляют: 5—10 % — пятна, 60—65 % — валик, 30 % — ложбинки.

В сообществах на пятнах растительность достаточно разрежена (покрытие в среднем от 25 до 40 %), собственно голый грунт в них занимает не более 1—3 % площади за счет активного их зарастания. К пятнам приурочена основная масса лишайников. Здесь обычны как кустистые (*Cetratia cucullata, C. nivalis, Stereocaulon alpinum*), так и шиловидные (*Dactylina arctica, Thamnolia vermicularis, Cladonia pyxidata*) лишайники, но особенно массово представлены листоватые и накипные (корковые), которые активно поселяются на почве и на растительных остатках

(*Solorina saccata, Nephroma expallidum, Lobaria linita, Collema ceraniscum, Leciophysa finmarkicum, Psoroma hypnorum, Rinodina turfacea, Biatora vernalis, Caloplaca stillicidiorum, Ochrolechia frigida* и др.). На пятнах хорошо представлены мелкие мхи (*Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule, Hypnum bambergeri, Bryum* sp.), много мхов, предпочитающих поселяться на голом субстрате (*Brachythecium plumosum, Eurhynchium pulchellum, Ceratodon purpureus, Pohlia cruda, Cirriphyllum cirrosum* и др.). Из цветковых растений на пятнах грунта наиболее часто встречаются (иногда в заметном обилии) *Deschampsia borealis, Festuca brachyphylla, Oxytropis wrangelii, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, Saxifraga foliolosa, Cerastium beeringianum* subsp. *bialynickii, Juncus biglumis, Rhodiola rosea, Minuartia rubella, Gastrolychnis apetala, Chrysosplenium wrightii, Primula borealis* и др.

На валиках и в ложбинках развит сплошной растительный покров. Обилие основных доминантных видов на валиках и в ложбинках различно. Так, если валик в основном образован *Carex lugens* и *Dryas punctata,* то в ложбинках лучше представлен *Salix reptans.* Из других цветковых постоянно встречаются, но редко в большом обилии *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis, Poa arctica, Pedicularis langsdorffii, Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum, Valeriana capitata, Parrya nudicaulis, Saxifraga hirculus* и др. Из мхов на валиках содоминируют в основном *Aulacomnium turgidum, Hylocomium alaskanum, Tomenthypnum nitens, Dicranum spadiceum,* а в понижениях обильно представлены *Drepanocladus uncinatus,Polytrichastrum alpinum, Campylium stellatum.* Обилие лишайников на валиках и в ложбинках в отличие от пятен невелико. Чаще других встречаются листоватые *Peltigera aphthosa, P. spuria, P. lepidophosa,* кустистые *Cetraria cucullata, C. islandica* и шиловидные *Dactylina arctica, Thamnolia vermicularis* s. l.

**Местообитание.** В районе верховьев р. Неизвестной сообщества ассоциации встречаются на выровненных умеренно дренированных и увлажненных древних речных террасах, образующих водоразделы современных речек и ручьев. Почвы щебнисто-суглинистые и суглинистые, преимущественно кислые, реже слабощелочные (на выходах палеозойских карбонатных пород). На менее дренированных участках в плакорных сообществах выделяется экологический вариант Carici lugentis — Hylocomietum alaskani ass. nov., где заметно меньше лишайников, выше роль *Carex lugens* при снижении обилия *Dryas punctata* и практически нет пятен голого грунта. В сообществах появляются *Arctagrostis latifolia, Calamagrostis holmii, Rumex arcticus, Senecio atropurpureus,* встречающиеся в более увлажненных местообитаниях (см. таблицу, оп. *7—10*).

**Распространение.** Сообщества данной ассоциации физиономически напоминают прежде всего плакорные пятнистые дриадово-осоково-моховые тундры на п-ове Таймыр (Матвеева и др., 1973). Позже эти тундры были отнесены Н. В. Матвеевой (Matveyeva, 1994) к ассоциации Carici arctisibiricae — Hylocomietum alaskani, представляющей собой зональную растительность на водоразделах от южных до арктических тундр, но особенно широко распространенную именно в типичных тундрах. Общими для двух ассоциаций являются многие доминантные диагностические виды — как цветковые, так и мхи (см. таблицу). Основное отличие — замещение доминирующей на п-ове Таймыр осоки *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* на близкородственную *C. lugens* на о-ве Врангеля. В группе дифференцирующих видов, кроме того, на о-ве Врангеля добавляются амфиберингийские *Poa malacantha, Saxifraga funstonii, Chrysosplenium wrightii.* Внешнее сходство, сходный характер структуры и состава сообществ этих двух ассоциаций дают основание предполагать их близкое флорогенетическое родство. В системе флористической классификации Арктики обе ассоциации несомненно войдут в один союз. Основной ареал распространения ассоциации Carici lugentis — Hylocomietum alaskani находится к востоку от п-ова Таймыр и приурочен к гипоарктическим тундрам азиатского материка, где доминирует *Carex lugens.*

В экологических условиях, несколько отличных от плакорных, на водоразделах нами также отмечены сообщества с *Salix glauca* и *S. pulchra*. Из-за недостаточности материала мы не выделяем среди них ассоциаций, но приводим для сравнения описания данных сообществ в таблице. Часть из них является сукцессионными вариантами плакорных сообществ.

В краевых частях водоразделов, сложенных рыхлыми суглинками преимущественно кислого состава, отмечаются кустарничково-травяные сообщества с гемипростратным *Salix glauca* (см. таблицу). В травяном ярусе в сообществах обильно представлены мезофильное разнотравье и злаки: *Arctagrostis arundinacea, Deschampsia borealis, Artemisia tilesii, Oxytropis wrangelii, Polygonum viviparum, Stellaria ciliatosepala, Valeriana capitata* и др. Из кустарничков доминирует *Dryas punctata*. Мхи и лишайники не образуют сомкнутого покрова. Из мхов встречаются мелкие, преимущественно поселяющиеся на голом субстрате виды. По направлению от краевых к центральным частям водоразделов можно проследить формирование плакорных сообществ с хорошо развитой 3-членной структурой: в кустарничково-травяные сообщества с *Salix glauca* (см. таблицу, оп. *13—14*) постепенно по понижениям внедряется *Carex lugens*, который формирует валик вокруг пятна голого грунта (см. таблицу, оп. *11—12*).

На низких участках водоразделов представлены мелкобугорковые тундры с *Carex lugens* и содоминированием *Salix reptans* и *S. pulchra* (см. таблицу, оп. *15—17*), в которых пятна голого грунта практически отсутствуют. В сырых понижениях, при еще большем увлажнении, на водоразделах отмечаются пушицево-осоково-моховые тундры с *Salix pulchra* (см. таблицу, оп. *18—19*), имеющие большее распространение на сырых шлейфах сопок, сложенных кислыми породами. В депрессиях водоразделов в районе верховьев р. Неизвестной встречаются и сообщества кустарниковой ивы — Salix lanata subsp. richardsonii с фрагментами тундровых сообществ с *Carex lugens* (Секретарева, 1995).

В заключение отметим, что в районе верховьев р. Неизвестной в связи с благоприятными климатическими условиями достаточно хорошо выражена экстразональная растительность, характерная для северных субарктических (Александрова, 1977) или гипоарктических (Юрцев, 1973) тундр, в отличие от преобладающих на остальной части о-ва Врангеля различных вариантов арктических тундр. Описание тундровых плакорных сообществ на водоразделах в верховьях р. Неизвестной позволит провести их сравнение с зональной растительностью, представленной на водоразделах в других районах Арктики.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Л., 1977. Вып. 29. 188 с.

*Арктическая флора СССР.* Л., 1961—1987. Т. 1—10.

*Афонина О. М., Секретарева Н. А.* Мхи ивовых кустарниковых и тундровых сообществ верхнего течения реки Неизвестной (остров Врангеля) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 43—52.

*Городков Б. Н.* Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Л., 1958а. Вып. 3. С. 5—58.

*Городков Б. Н.* Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля // Там же. 1958б. С. 59—94.

*Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 7—49.

*Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 332—343.

*Петровский В. В.* Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—751.

*Секретарева Н. А.* Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля (верхнее течение р. Неизвестной) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 58—64.

*Секретарева Н. А.* Ассоциации сообществ Salix lanata subsp. richardsonii на острове Врангеля // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 47—59.

*Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

*Юрцев Б. А.* Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1649—1661.

*Юрцев Б. А.* Плакорные арктические тундры острова Врангеля (окрестности бухты Сомнительной) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 298—313.

*Юрцев Б. А., Полозова Т. Г., Секретарева Н. А.* Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Сообщ. 1. Вып. 3. С. 79—88. Сообщ. 2. Вып. 4. С. 116—126.

*Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature Montpellier school of phytosociology // Vegetatio. 1986. Vol. 67. N 3. P. 145—158.

*Matveyeva N. V.* The horizontal structure of tundra communities // Diversity and pattern in plant communities. The Haque, The Netherlands: SPB Academic Publishing, 1988. P. 59—65.

*Matveyeva N. V.* Floristic classification and ecology of tundra vegetation of the Taymyr Peninsula, northern Siberia // J. Veg. Sci, 1994. Vol. 5. № 6. P. 813—828.

*Poelt J.* Classification // The Lichnes. New York; London, 1973. P. 599—632.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VIII 1996

## SUMMARY

The plant communities typical of the hypoarctic tundra subzone are described in the central part of Wragel Island with its favorable climatic conditions. The ass. Carici lugentis — Hylocomietum alaskani ass. nov. has been described in the upper course of the Neizvestnaya river. Physiognomically it is similar to the placor frost-boils tundras of Carici arctisibiricae — Hylocomietum alaskani Matveyeva 1994 which is widely distributed on Taimyr Peninsula. The main differences between associations is presence of different dominant *Carex* species: *C. ensifolia* subsp. *arctisibirica* in the west and *C. lugens* in the east. These two associations are included in one union in the system according to the Braun-Blanquet floristic classification.

---

УДК 581.9(571.63)

Бот журн., 1998 г., т. 83, № 3

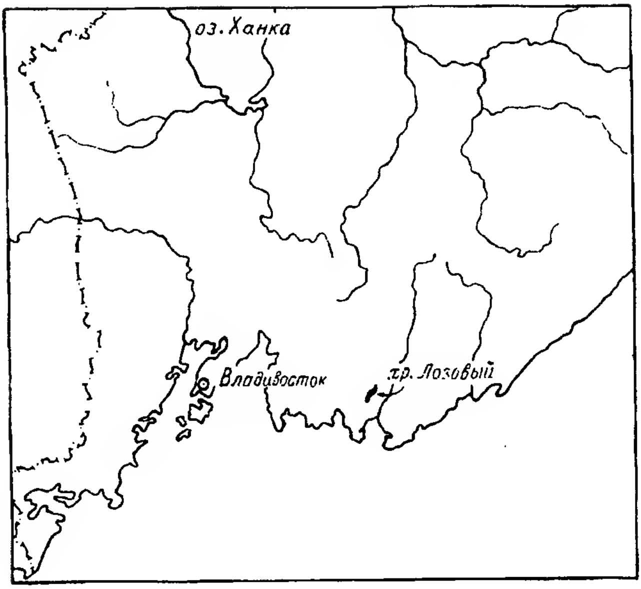
### © Р. В. Дудкин

# О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ХРЕБТА ЛОЗОВЫЙ (ЧАНДАЛАЗ) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

### R. V. DUDKIN. ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE LOZOVY (CHANDALAZ) RANGE (PRYMORYE REGION)

Изучены флора и растительность хребта Лозовый (Чандалаз). Зарегистрировано 452 вида растений, принадлежащих к 77 семействам. Спектр ведущих семейств типичен для маньчжурской флоры. Особый интерес представляет флора скального яруса, где произрастают эндемики известняков. Хребет Лозовый является рефугиумом редких видов. Отмечено 32 вида, отнесенных к редким и исчезающим растениям Дальнего Востока. Из них в Красную книгу России внесено 15 видов. Необходимость охраны хребта обусловлена невосстанавливаемостью известняковых образований, которые формировались в течение десятков миллионов лет.

Хребет Лозовый (Чандалаз) известен как крупнейший на Дальнем Востоке карстовый массив, имеющий наибольшие по площади выходы известняков. Расположен он в Партизанском р-не Приморского края в15 км юго-западнее г. Партизанска



Местоположение района исследований.

(см. рисунок), относится к горной стране Сихотэ-Алинь (Геология СССР, 1969) и является самым крупным карстовым рифом на Дальнем Востоке. Длина хребта составляет 7.5 км, ширина — до 1 км, а высота пика Чертов Утес достигает 760 м над ур. м. Вершина массива местами узкая, гребневидная, местами платообразная. Склоны крутые, отвесные, часто скалистые, особенно в юго-западной части, изрезаны глубокими распадками. У подножия встречаются гроты, ниши и пещеры (Берсеньев, 1985). Обнажения известняков занимают большие площади, особенно в южной половине хребта. В северной части они также значительны, но тут большинство скалистых участков находится под пологом леса. Скальный рельеф обусловливает своеобразную структуру растительности и наличие редких видов. На известняках часто встречаются целые фрагменты редкой и реликтовой растительности (Куренцова, 1968).

В настоящее время удаленность от морского побережья составляет 23 км, а в прошлом хребет, вероятно, находился в непосредственной близости от океана, так как здесь произрастают типичные прибрежно-морские виды: *Koeleria tokiensis* Domin, *Sisymbrium luteum* (Maxim.) O. E. Schulz, *Festuca vorobievii* Probat., *Rosa maximowicziana* Regel, *Plantago camtschatica* Link. Популяции этих видов возникли, по-видимому, во время морских трансгрессий, и их можно считать реликтовыми.

В районе наших исследований уже проводились флористические работы. На массиве неоднократно бывали ботаники, изучавшие флору и растительность Дальнего Востока: И. К. Шишкин, Д. П. Воробьев, Г. Э. Куренцова, В. Н. Ворошилов, З. Г. Валова, М. А. Скрипка. Опубликован список видов известняковых обнажений хребта Чандалаз (Верхолат, 1980).

Настоящая работа написана на основании личных сборов автора во время экспедиций на хребет Лозовый в 1990—1996 гг. Также были просмотрены гербарий Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (VLA) и гербарий Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ ДВО РАН). Названия видов приводятся по работе С. К. Черепанова (1995). Гербарные образцы хранятся в гербариях кафедры ботаники Дальневосточного государственного университета и лаборатории хемотаксономии растений ТИБОХ ДВО РАН.

В результате наших исследований на хребте Лозовый выявлено 452 вида сосудистых растений, принадлежащих к 77 семействам (Дудкин, 1997). Споровые сосудистые растения представлены 25 видами, из которых 2 вида — селягиеллы, 2 вида — хвощи и 21 вид — папоротники, относящиеся к 11 семействам. Голосеменные представлены 6 видами. Покрытосеменные растения преобладают. Из них однодольных — 56 видов, двудольных — 365.

На долю 10 наиболее богато представленных семейств во флоре хребта Лозовый приходится 45.7 % всего видового состава, тогда как для всего региона Приморья и Приамурья этот показатель составляет 51.9 %. Во флоре хребта Лозовый наблюдаются более равномерное распределение видов между семействами и менее выраженное преобладание в ее составе видов ограниченного ряда семейств, что может указывать на ее относительную консервативность (Толмачев, 1974). Спектр ведущих семейств типичен для маньчжурской флоры. Анализ геоэлементов флоры хребта Лозовый показывает исключительное значение в ее формировании маньчжурских растений, которые составляют 64.9 % всего видового состава (273 вида). Можно отметить следы прежних связей неморальных флор Европы, Азии и Северной Америки, о чем свидетельствуют растения широколиственных лесов с дизъюнктивным ареалом: *Phryma asiatica* (Hara) O. et I. Degener, *Lunathyrium pycnosorum* (Christ) Koidz.

Во флоре скального яруса хребта отмечены как эндемики Приморья (*Thymus komarovii* Serg., *Sedum sichotense* Worosch., *Hylotelephium ussuriense* (Kom.) Ohba), так и узколокализованные эндемики известняков (*Megadenia speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi, *Sanguisorba magnifica* I. Schischk. et Kom., *Eritrichium sichotense* M. Pop., *Aruncus parvulus* Kom., *Hedysarum ussuriense* I. Schischk. et Kom., *Melilotoides schischkinii* (Vass.) Soják, *Potentilla rugulosa* Kitag.). 2 вида проявляют особо узкий эндемизм, встречаясь лишь на скалах Чандалаза, — это *Sanguisorba magnifica* и *Megadenia speluncarum*. Первый резко отличается от всех видов рода *Sanguisorba*, произрастающих на территории нашей страны; близкородственные виды *S. hakusanensis* Makino и *S. obtusa* Maxim. встречаются в Японии (Shimuzu, 1962; Horikawa, 1972), а *S. hakusanensis* — также в Корее (Lee, 1993). Второй эндемик — *Megadenia speluncarum* (*Brassicaceae*) — описан в 1976 г. (Воробьев и др., 1976) и растет у входа в пещеру «Мечта спелеолога».

На Чандалазе, занимающем сравнительно небольшую по площади территорию, отмечено большое разнообразие фитоценозов, что обусловлено крайне неоднородным рельефом местности. Здесь чередуются дубовые редколесья, кустарниковые и травянистые заросли, широколиственные и хвойно-широколиственные леса. Безлесные участки заняты лугами. Часто встречаются каменистые осыпи и скалистые утесы.

У подножия юго-восточных склонов хребта значительные площади занимают насаждения дуба зубчатого *Quercus dentata* Thunb., который формирует широко развитые лесные ценозы с участием других лиственных пород (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg., *Fraxinus rhynchophylla* Hance, *Tilia amurensis* Rupr.). Местами встречаются редколесья паркового типа, образованные только *Quercus dentata*. На северо-востоке ареала *Q. dentata* такие насаждения встречаются только на Чандалазе. Из кустарников здесь обычны *Lespedeza bicolor* Turcz., *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd., *Rubus crataegifolius* Bunge, *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv. Отмечены лианы: *Actinidia kolomicta* (Maxim.) Maxim.. *Vitis amurensis* Rupr., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Clematis brevicaudata* DC. Травяной покров составляют *Artemisia gmelinii* Web., *A. stolonifera* (Maxim.) Kom., *A. keiskeana* Miq., *Carex nanella* Ohwi, *C. siderosticta* Hance, *Galium platygalium* (Maxim.) Pobed., *G. verum* L., *Atractylodes ovata* (Thunb.) DC., *Aconitum kirinense* Nakai, *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Lathyrus davidii* Hance, *L. humilis* (Ser.) Spreng., *Dictamnus dasycarpus* Turcz., *Doellingeria scabra* (Thunb.) Nees, *Geranium eriostemon* Fisch., *Viola orientalis* (Maxim.) W. Beck., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Melampyrum roseum* Maxim., *Synurus deltoides* (Ait.) Nakai, *Cimicifuga dahurica*

(Turcz.) Maxim., *Adenophora pereskiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Bon fil., *Vincetoxicum atratum* (Bunge) Morr.

Широколиственные полидоминантные леса маньчжурского типа занимают основную часть северо-западного склона в северной и центральной частях хребта, а также подножие юго-восточного склона. Основу древостоя здесь составляют *Quercus mongolica, Fraxinus rhynchophylla, Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *A. mono* Maxim., *Tilia amurensis, Carpinus cordata* Blume с участием *Fraxinus mandshurica* Rupr., *Syringa amurensis* Rupr. (у подножия), *Aralia elata* (Miq.) Seem., *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., *Acer barbinerve* Maxim., *A. mandshuricum* Maxim., *A. tegmentosum* Maxim., *Sorbus alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch, *Betula davurica* Pall. Около обнажений нередко встречается *Juniperus rigida* Siebold et Zucc. Хорошо развит подлесок с участием *Corylus mandshurica* Maxim., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Euonymus sacrosancta* Koidz., *E. pauciflora* Maxim., *Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu, *E. senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Lonicera praeflorens* Batal., *L. maackii* (Rupr.) Herd., *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir., *Physocarpus amurensis* (Maxim.) Maxim., *Deutzia parviflora* Bunge.

Из травяной растительности под пологом преобладают типичные лесные виды: *Neomolinia mandshurica* (Maxim.) Honda, *Carex siderosticta* Hance, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Chloranthus japonicus* Siebold, *Plagiorhema dubia* Maxim., *Bupleurum longiradiatum, Phryma asiatica, Atractylodes ovata, Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *Athyrium sinense* Rupr., *Adiantum pedatum* L., *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa, *Onoclea sensibilis* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

Участки хвойно-широколиственного леса занимают небольшую площадь у вершины хребта и верхнюю половину юго-западного склона в южной половине хребта. Кроме лиственных пород здесь обычны хвойные *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., *Abies holophylla* Maxim., *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Из кустарников и трав помимо видов, указанных для широколиственных лесов, можно отметить *Pyrola renifolia* Maxim., *Chimaphila japonica* Miq., *Clintonia udensis* Trautv. et C. A. Mey., *Daphne kamtschatica* Maxim. (редко).

Безлесные участки на Чандалазе заняты разнотравными лугами. Доминирующее положение на них занимает лугово-степная группа, представленная *Spodiopogon sibiricus* Trin., *Stemmacantha satzyperovii* (Sosk.) Czer., *Arundinella hirta* (Thunb.) Tanaka, *Clematis hexapetala* Pall., *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *Serratula coronata* L., *Synurus deltoides, Artemisia gmelinii, Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Polygala sibirica* L.

Растительность скальных участков представлена или отдельными группами и экземплярами растений, или вполне выраженными ассоциациями. Она отличается динамичностью; в таких условиях количество поселившихся растений непосредственно зависит от микрорельефа (наличие трещин, щелей, где скапливается хотя бы незначительное количество почвы). К группе скальных растений относятся такие виды, как *Polystichum craspedosorum* (Maxim.) Diels, *Camptosorus sibiricus* Rupr., *Aleuritopteris argentea* (S. F. Gmel.) Fee, *Pyrrosia petiolosa* (Christ et Baroni Ching), *Asplenium tenuicaule* Hayata, *A. ruta-muraria* L., *Selaginella tamariscina* (Beauv.) Spring, *S. helvetica* (L.) Spring, *Thymus komarovii, Sanquisorba magnifica, Aruncus parvulus, Hedysarum ussuriense, Eritrichium sichotense, Allium condensatum* Turcz. Обычны кустарники: *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blutt, *Pentaphylloides davurica* (Nestl.) Ikonn., *Physocarpus amurensis* (Maxim.) Maxim., *Rosa pimpinellifolia* L. На отвесных скалах часто поселяются *Juniperus rigida* и *Pinus koraiensis*.

Северная часть хребта в значительной мере подвержена антропогенному влиянию, так как часто посещается туристами. Здесь встречаются явно заносные виды, например *Plantago major* L., *P. media* L., *Melilotus suaveolens* Ledeb., *Taraxacum officinale* Wigg. s. l., *Oenothera rubricaulis* Klebahn, *Phleum pratense* L., *Arctium lappa* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., и ряд других.

Хребет Лозовый является своеобразным и уникальным рефугиумом редких и исчезающих видов. Необходимость охраны его как объекта карстового генезиса обусловлена прежде всего невосстанавливаемостью такого рода образований, которые формировались в течение десятков миллионов лет. Эта территория выделена В. П. Селедцом (1993) как памятник природы природно-исторического плана. Нами отмечено 28 видов, отнесенных к редким и исчезающим растениям Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981). Из них в «Красную книгу РСФСР» (1988) внесено 13 видов: *Megadenia speluncarum, Galium paradoxum* Maxim., *Dioscorea nipponica* Makino, *Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Sw., *Quercus dentata, Hedysarum ussuriense, Kalopanax septemlobus, Sanguisorba magnifica, Juniperus rigida, Aruncus parvulus, Paeonia lactiflora* Pall., *P. obovata* Maxim.

Выражаю признательность и благодарность П. Г. Горовому за проверку определения растений, а также сотрудникам лаборатории хемотаксономии растений ТИБОХ ДВО РАН и сотрудникам лаборатории высших растений БПИ ДВО РАН за помощь в уточнении определений некоторых видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Берсеньев Ю. И.* Памятники природы карстового происхождения Приморского края. Владивосток, 1985. 33 с.

*Верхолат В. П.* Флора известняковых обнажений юга Приморья // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1980. С. 40—54.

*Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г.* Новый вид *Megadenia* (*Brassicaceae*) на Дальнем Востоке // Бюл. ГБС АН СССР. 1976. Вып. 101. С. 58—61.

*Геология* СССР. Приморский край. Т. 32. Ч. 1. Геологическое описание. М., 1969. 216 с.

*Дудкин Р. В.* Конспект флоры хребта Лозовый (Чандалаз) в Приморском крае // Флористические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. 1997. С. 11—29.

*Красная* книга РСФСР. Редкие и исчезающие виды растений. М., 1988. 591 с.

*Куренцова Г. Э.* Растительность Приморского края. Владивосток, 1968. 192 с.

*Селедец В. П.* Охраняемые природные территории Приморского края. Владивосток, 1993. 174 с.

*Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 135 с.

*Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 234 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

*Horikawa Y.* Atlas of the Japanense flora. Tokyo, 1972. 129 p.

*Lee T. B.* Illustrated flora of Korea. 1993. 600 p.

*Shimuzu T.* Studies on the limestone flora of Japan and Taiwan. Part 1. Copiea from journal of the Faculty of textile science and Technology, Shinshu University. 1962. Vol. 30. Ser. A. (Biology). 105 p.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 3 IV 1997

## SUMMARY

The flora of Lozovy (Chandalaz) range has been studied, and 452 species of vascular plants have been recorded. The most interesting is the flora of carbonate rocks where calciphilous endemics occur. The of Lozovy range is a refuge territory for rare plants. 32 species of rare and vanishing plants in the Russian Far East are recorded, of which 15 being registered in the Russian Red Data Book. It is necessary to protect the flora because the limestone layers of soil formed during several millions years can not be restored.

УДК 581.553 : 001.13

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 3

© В. В. Акатов

# ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ И ОРГАНИЗАЦИЯ ПРИРОДНЫХ РЕЗЕРВАТОВ

## V. V. AKATOV. SPECIES DIVERSITY OF PHYTOCOENOSES AND CREATION OF NATURAL PRESERVES

На примере высокогорных фитоценозов Западного Кавказа показано, что стратегия сохранения определенного количества видов путем организации небольшого числа резерватов, включающих в себя наиболее богатые видами сообщества, в ряде случаев является менее эффективной в долгосрочном плане по сравнению с организацией большего числа резерватов, включающих в себя более бедные видами сообщества.

Согласно теории динамического равновесия островной экологии (Mac Arthur, Wilson, 1963, 1967) и динамическим моделям распределения видов (Levins, 1969; Hanski, 1982a, b), продолжительность жизни популяций растений и животных в сообществах, изолированных тем или иным способом от других сообществ того же типа, ограниченна. Долговременное неблагоприятное сочетание условий среды должно привести в некоторый момент времени к вымиранию таких популяций. Скорость вымирания локальных популяций зависит от их численности, степени стохастичности физической среды и межпопуляционных взаимодействий, частоты локальных нарушений (Шаффер, 1989).

Видовое разнообразие сообществ может оставаться стабильным в течение значительного промежутка времени только в случае, если вымирание видов компенсируется их иммиграцией извне. Интенсивность обмена особями или диаспорами видов между сообществами одного типа определяется общим числом видов в регионе, способных обитать в этих сообществах (видовой фонд колонизации), и степенью их изолированности, т. е. расстоянием между ними, сходством с соседними сообществами, наличием между ними орографических, гидрологических или иных преград.

Если число видов в сообществах определяется исключительно условиями абиотической и биотической сред (т. е. соответствует видовой емкости среды), а интенсивность поступления диаспор извне и площадь сообществ столь велики, что их увеличение не приведет к увеличению числа видов на расположенных в их пределах участках определенного и значительного размера, то такие сообщества можно считать полночленными. Но экологически изолированные небольшие по площади фитоценозы могут иметь видовое разнообразие более низкое, чем соответствующее емкости среды. Это связано с относительно более высокой скоростью вымирания видов и относительно низкой скоростью их иммиграции извне. Увеличение площади и снижение степени изолированности таких сообществ приведет к увеличению числа видов на расположенных в их пределах участках определенного и значительного размера. Такие сообщества можно считать неполночленными (при разработке этих определений использовались работы: Раменский, 1924; Preston, 1962; Mac Arthur, Wilson, 1963, 1967; Margalef, 1972; Работнов, 1983; Kelly et al., 1989).

Одним из результатов антропогенного преобразования ландшафтов Земли является фрагментация — уменьшение площади и увеличение степени изолированности многих биологических сообществ, в том числе лесных, степных, болотных, высокогорных луговых и др. Можно ожидать, что в недалеком будущем большинство природных резерватов станет экологическими изолятами (островами) с ограниченным числом внешних источников колонизации (Уилкокс, 1983). Снижение интенсивности обмена видами между сообществами резерватов и сопредельных территорий вызовет постепенное уменьшение видового разнообразия охраняемых сообществ, рост степени их неполночленности (островной эффект). В связи с данным обстоятельством в печати прошло активное обсуждение прикладных аспектов теории островной экологии. Две проблемы обсуждались при этом наиболее часто: 1) о предпочтительности одного большого или нескольких меньших по площади резерватов (Abele, Patton, 1976; Малышев, 1980; Cole, 1981; Simberloff, Gotelli, 1984; Deshaye, Morisset, 1989; Dzwonko, Loster, 1989; Zacharias, Brandes, 1990, и др.), 2) об оптимальной форме резерватов (Diamond, 1975; Game, 1980; Blonin, Connor, 1985; Dzwonko, Loster, 1988, и др.).

Несмотря на то что фактические данные, получаемые в результате исследований видового разнообразия сообществ и числа редких видов в разных по площади и форме изолятах, пока не позволяют сформулировать общие рекомендации природоохранных мероприятий, они существенно дополнили наши знания в данной области (Симберлофф, 1982; Уилкокс, 1983; Бигон и др., 1989). Однако до последнего времени была обойдена вниманием еще одна проблема, связанная с теорией равновесия и организацией охраняемых территорий. Дело в том, что при выборе участков под резерваты обычно отдают предпочтение тем из них, которые характеризуются наиболее высоким видовым разнообразием. Существует мнение о том, что таким образом можно существенно уменьшить подлежащие охране площади природных комплексов (Вольф, 1991). Но является ли этот способ сохранения генофонда эффективным в долгосрочном плане? Другими словами, что предпочтительнее для сохранения определенного числа видов: небольшое число охраняемых участков с высокой видовой емкостью среды и соответственно высоким видовым разнообразием или большее число участков с большей суммарной площадью, но с меньшей емкостью среды?

Для определения отдаленных последствий фрагментации необходимо изучение сообществ, длительное время являющихся изолятами. Сложность геологического строения и высокая степень расчлененности рельефа горных регионов создают условия, благоприятные для формирования экологически изолированных фитоценозов. Поэтому высокогорные сообщества являются одними из наиболее перспективных объектов для тестирования островного эффекта. Цель настоящей статьи — рассмотреть указанную выше проблему на примере растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Западного Кавказа.

## Район и методы сбора полевого материала

Исследования проводили в бассейнах рек Белая, Большая Лаба, Малая Лаба, Мзымта и Большой Зеленчук на 16 горных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов Западного Кавказа. На основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитаний было выделено 50 фитоценозов альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей (асс. Pediculari chroorhynchae—Eritrichietum caucasicum Minaeva 1987 (Онипченко и др., 1987)) и 32 фитоценоза субальпийских среднетравных лугов (асс. Poa longifolii—Calamagrostietum arundinaceae Semagina 1992 (Семагина, 1992)).

В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 $м^2$, заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким образом материала были составлены сводные списки видов отдельных фитоценозов, общие списки для альпийских (185 видов) и субальпийских (300 видов) фитоценозов, а также определены следующие показатели:

$S$ — среднее число видов сосудистых растений на площадке 16 $м^2$ для каждого фитоценоза;

$S_c$ — общее число видов, зарегистрированных на 25 площадках;

$BD = S_c/S$ — мера варьирования видового состава фитоценозов;

$R$ — доля заселенных видом альпийских или субальпийских фитоценозов, %.

## Видовое разнообразие и неполночленность фитоценозов

В связи с тем что число видов, произрастающих в пределах границ фитоценоза, всегда больше, чем на любом его участке небольшого размера, каждый вид потенци-

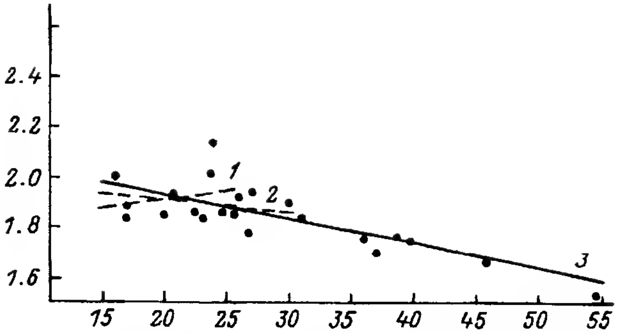


Рис. 1. Соотношение между *BD* и $\bar{S}$ у фитоценозов альпийских лугов и пустошей.

Линии регрессии *BD* для $\bar{S}$, соответствующей: *1* — 16—25, *2* — 16—30, *3* — 16—55 видам. По оси абсцисс — $\bar{S}$; по оси ординат — *BD*.

ально может произрастать на любом из этих участков, а обмен диаспорами растений между участками относительно свободный, можно считать, что их среднее видовое разнообразие ($\bar{S}$) должно достаточно объективно отражать среднюю видовую емкость микробиотопов, а при условии, что анализируемые фитоценозы являются гомогенными, этот показатель может быть использован при сравнении флористической емкости равных по площади крупных участков различных фитоценозов. Если такие крупные гомогенные участки равны по площади и удалены от экотонов, то число произрастающих на них видов ($S_c$) будет определяться преимущественно двумя факторами: емкостью среды и степенью неполночленности сообществ. В этом случае относительная неполночленность сообществ может быть оценена через отношение $S_c/\bar{S}$ (*BD*). Чем меньше численные значения этого показателя, тем выше степень неполночленности (Акатов, 1995а, б).[1]

Соотношение между значениями *BD* и $\bar{S}$ у фитоценозов альпийских лугов и пустошей и субальпийских среднетравных лугов показано на рис. 1 и 2. Все представленные фитоценозы расположены на территории Кавказского биосферного заповедника, а если за его пределами, то не имеют явных следов выпаса домашнего скота.

На рис. 1 показано соотношение между *BD* и $\bar{S}$ у 23 альпийских фитоценозов, описанных на высокогорных массивах, либо имеющих относительно большую площадь (более 10 км$^2$), либо слабо изолированных друг от друга. Последнее предполагает, что они связаны между собой «коридорами» высокогорной травянистой растительности, а если и разделены участком леса, то ширина этого участка не превышает 100 м. Как видно, это соотношение характеризуется высокой отрицательной корреляцией ($r = -0.80$, $P \leqslant 0.01$; $BD = -0.01S + 2.13$). Дополнительно были рассчитаны коэффициенты корреляции и уравнения регрессии для части альпийских фитоценозов с $S = 16—25$ ($r = 0.18$, $BD = 0.005S + 1.81$), а также $S = 16—30$ видов ($r = -0.21$, $BD = -0.004S + 2.0$). Они свидетельствуют об отсутствии существенной связи между *BD* и $\bar{S}$ у фитоценозов с невысокой видовой емкостью.

На рис. 2 показано соотношение между *BD* и *S* у трех групп субальпийских фитоценозов. Первая группа (рис. 1, *а*) включает в себя 30 фитоценозов, характеризующихся теми же особенностями расположения, что и альпийские. Между *BD* и $\bar{S}$ имеет место отрицательная корреляция ($r = -0.60$, $P \leqslant 0.01$; $BD = -0.016x + 2.73$). Вторая группа является частью первой и включает в себя 6 субальпийских фитоце-

---

[1] Другими словами, если степень изолированности фитоценоза увеличится, а скорость иммиграции видов соответственно снизится, то это вызовет снижение общего числа видов в фитоценозе (островной эффект). Однако на отдельных его участках небольшого размера количество видов (альфа-разнообразие — $\bar{S}$) скорее всего останется прежним либо изменится незначительно. В результате произойдет снижение значения $S_c/\bar{S} = BD$. Таким образом, чем меньше величина *BD*, тем выше степень неполночленности фитоценоза в целом.

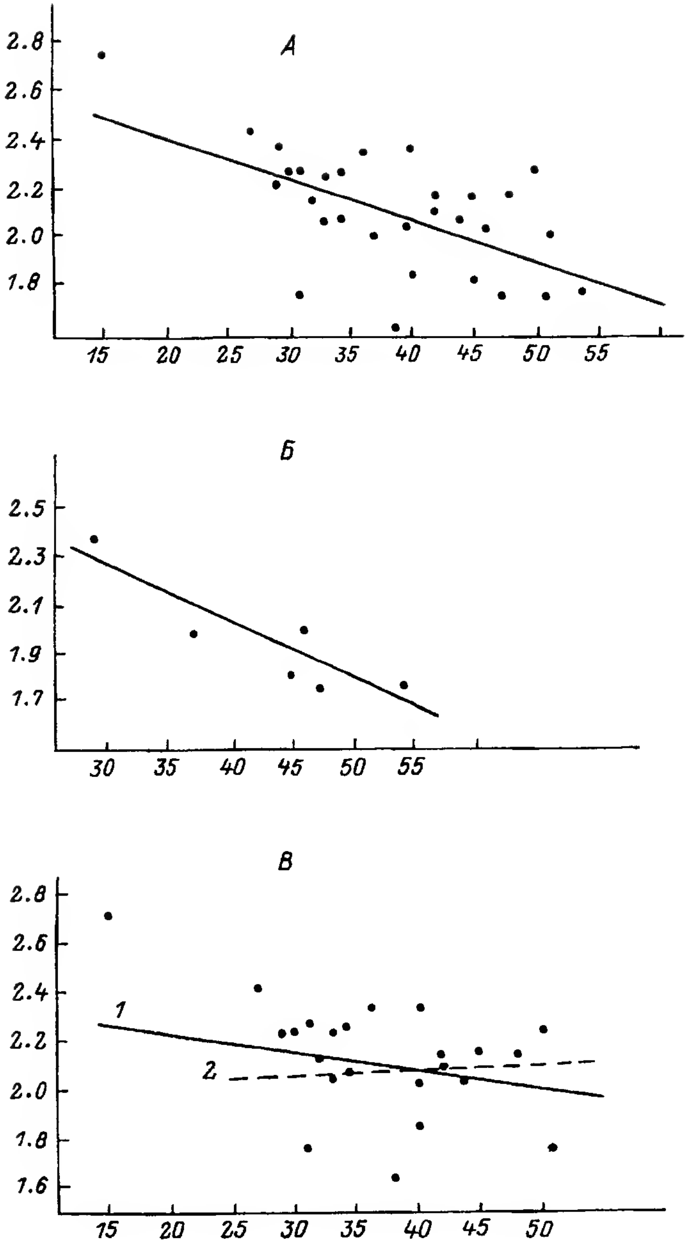


Рис. 2. Соотношение между *BD* и $\bar{S}$ у фитоценозов субальпийских среднетравных лугов.

*А* — у всех анализируемых фитоценозов; *Б* — у фитоценозов г. Большой Тхач; *В* — у фитоценозов, кроме расположенных на г. Большой Тхач (линии регрессии *BD* для $\bar{S}$ = 15—50 (*1*) и 25—50 (*2*) видов). По осям абсцисс — $\bar{S}$; по осям ординат — *BD*.

нозов г. Большой Тхач (бассейн р. Белая) (рис. 2, *Б*). Этот высокогорный массив хотя и не является абсолютно изолированным, но представляет собой оконечность узкого высокогорного хребта (Передового), связанного с соседним Боковым хребтом еще более узким перешейком. Поэтому степень изолированности этих фитоценозов в среднем несколько выше, чем других. Соотношение *BD* и $\bar{S}$ характеризуется

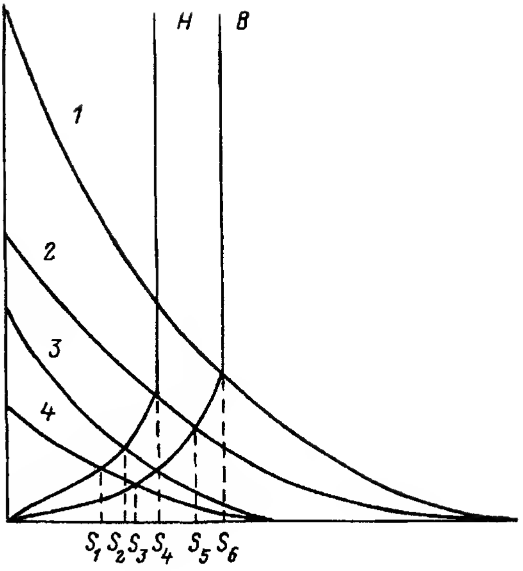


Рис. 3. Графическая модель, иллюстрирующая зависимость числа видов в сообществах с различной видовой емкостью от интенсивности обмена между этими сообществами особями или диаспорами видов.

*1—4* — кривые скорости иммиграции видов в сообщества, соответствующие высокому (*1*), среднему (*2*), низкому (*3*) или очень низкому (*4*) уровням интенсивности обмена особями или диаспорами видов между этими сообществами; *Н*, *В* — кривые скорости локального выпадения видов для сообществ с низкой (*Н*) и высокой (*В*) видовой емкостью. Число видов в сообществах ($S_1$ ...$S_n$) устанавливается в точке пересечения кривых локального выпадения и иммиграции видов. По оси абсцисс — число видов; по оси ординат — скорость.

высокой отрицательной корреляцией ($r = -0.87$, $P \leqslant 0.01$; $BD = -0.024\bar{S} + 3.0$), а фитоценозы с относительно высокими значениями $\bar{S}$ (45—55 видов) имеют в среднем меньшие значения *BD*, чем аналогичные фитоценозы третьей группы. Она включает в себя оставшуюся часть (24) субальпийских фитоценозов (рис. 2, *В*). Для них характерна низкая статистически недостоверная отрицательная корреляция: $r = -0.17$, $BD = -0.007\bar{S} + 2.37$. В случае исключения из этой группы фитоценоза, расположенного на г. Алоус (его координаты: $\bar{S} = 15$, $BD = 2.73$), коэффициент корреляции становится положительным и еще более низким: $r = 0.05$, $BD = 0.002\bar{S} + 2.02$.

Таким образом, результаты анализа фактического материала показывают: 1) между $\bar{S}$ и *BD* сообществ может иметь место отрицательная корреляция, которая свидетельствует о том, что уровень неполночленности сообществ при определенных обстоятельствах растет с увеличением емкости среды и видового богатства фитоценозов (иные объяснения снижения *BD* на оси $\bar{S}$ или $S_c$ были рассмотрены и признаны менее убедительными ранее: Акатов, 1995б); 2) данная зависимость наблюдается у фитоценозов с видовой емкостью выше некоторой пороговой величины, что позволяет рассматривать фитоценозы с более низкой видовой емкостью как в среднем полночленные; 3) пороговая величина тем ниже, а степень неполночленности тем выше, чем выше степень изолированности фитоценозов.

У альпийских фитоценозов неполночленность начинает проявляться после превышения емкости ($\bar{S}$), соответствующей примерно 30 видам. У субальпийских фитоценозов, относящихся к третьей группе, пороговый уровень расположен скорее всего за пределами $\bar{S}$, равной 50 видам, а у относительно более изолированных фитоценозов г. Большой Тхач он соответствует примерно 40—45 видам.

Выявленный рост уровня неполночленности сообществ на градиенте роста емкости среды, вероятнее всего, связан с недостаточной интенсивностью обмена диаспорами растений между ними. Для объяснения данного феномена был предложен новый вариант графической модели теории равновесия (Акатов, 1995б), отличающийся от исходного двумя моментами (рис. 3).

1. Кривые скорости локального вымирания видов для островов с различной площадью заменены на кривые, построенные по тому же принципу для сообществ с одинаковой площадью, но с различной видовой емкостью. С увеличением числа видов в сообществе средний размер популяций уменьшается, а интенсивность межвидовой конкуренции и вероятность конкурентного исключения возрастают, что ведет к росту скорости локального выпадения видов. При одинаковом числе видов в фитоценозах и соответственно одинаковом среднем размере популяций вероятность локального

выпадения видов выше, когда условия среды менее благоприятны (Шаффер, 1989). Поэтому кривая скорости локального выпадения видов для фитоценоза с низкой видовой емкостью расположена над кривой для фитоценоза с высокой видовой емкостью. Это положение согласуется с предсказанием «С» теории равновесия (Mac Arthur, Wilson, 1963 : 377): «Если остров имеет меньшую площадь, более суровый климат (или другую причину более высокой скорости вымирания), то кривая вымирания будет выше, а число видов на острове меньше».

2. Форма этих кривых изменена таким образом, что после достижения фитоценозом видового богатства, соответствующего видовой емкости, дальнейшее увеличение скорости иммиграции не приведет к увеличению в нем числа видов, т. е. предполагается существование верхнего предела видового разнообразия, который был теоретически обоснован R. Margalef (1972).

Графическая модель показывает, как изменяется число видов в сообществах с различной видовой емкостью при изменении интенсивности миграционных процессов. Рассмотрим три ситуации.

1. Предположим, что интенсивность миграций изменяется от высокого до среднего уровня; фонд колонизации остается прежним. Из модели следует, что сообщество *Н* (с низкой видовой емкостью) является полночленным при высокой интенсивности миграционных процессов и останется таковым, если их интенсивность снизится до среднего уровня ($S_4$). Соответственно число видов в сообществе *Н* при этом не изменится. Сообщество *В* (с высокой видовой емкостью) является полночленным при высокой интенсивности обмена диаспорами ($S_6$), но при ее снижении до среднего уровня потеряет часть видов и станет неполночленным ($S_5$).

2. Интенсивность обмена диаспорами между сообществами изменяется от высокого или среднего до низкого или очень низкого уровня; фонд колонизации уменьшается более чем в 2 раза. При этом сообщество *В* потеряет большее число видов ($S_6(S_5) - S_4(S_3)$), чем сообщество *Н* ($S_4 - S_2(S_1)$), но доля утерянных видов в обоих сообществах будет примерно равной.

3. Интенсивность миграционных процессов снижается от низкого до очень низкого уровня. В этом случае видовое разнообразие сообщества *В*, составляющее около 75 % обедненного фонда колонизации, снизится в меньшей степени (от $S_4$ до $S_3$), чем разнообразие сообщества *Н* (от $S_2$ до $S_1$).

## Видовое разнообразие и размер фонда колонизации фитоценозов

Соотношение между видовым разнообразием (емкостью) и размером видового фонда колонизации имеет значение по двум причинам.

1. При построении графической модели предполагалось, что размер фонда колонизации для сообществ с различной емкостью является одинаковым. Но так ли это на самом деле?

2. Если фонд колонизации маловидовых сообществ значительно ниже такового многовидовых, то, как бы ни была велика суммарная площадь маловидовых сообществ, их заповедание не позволит сохранить весь набор видов, обитающих в сообществах этого типа.

Соотношение видового разнообразия и размера фонда колонизации сообществ определяли путем анализа зависимости видового сходства сообществ от их среднего видового разнообразия. Предположим, что независимо от емкости все фитоценозы определенной группы имеют видовой фонд, равный $S$, любой вид из $S$ характеризуется случайным распределением, и вероятность его нахождения в любом фитоценозе зависит только от видового богатства этих фитоценозов ($S_c$) и равна $S_c/S$. Тогда ожидаемое число общих видов у фитоценозов с $S_{c1}$ и $S_{c2}$ будет равно $S_{c1}S_{c2}/S$, а коэффициент сходства Съеренсена может быть записан следующим образом:

$$K_s = \frac{2S_{c1}S_{c2}}{S(S_{c1} + S_{c2})}. \qquad (1)$$

Заменив $S_{c1}$ и $S_{c2}$ на $\bar{S}_c$, получим

$$K_s = \frac{\bar{S}_c}{S} \quad \text{или} \quad S = \frac{1}{K_s} \cdot \bar{S}_c. \qquad (2)$$

Таким образом, если все фитоценозы независимо от емкости будут иметь равный фонд колонизации ($S = \text{const}$), то значения $K_s$ будут расти или снижаться пропорционально росту или снижению $S_c$, а соответственно и средней видовой емкости сравниваемых фитоценозов ($\bar{S}$).

Теперь обозначим видовой фонд, среднее сходство и богатство маловидовых фитоценозов как $S'$, $K_s'$ и $\bar{S}_c'$, а многовидовых — $S''$, $K_s''$ и $\bar{S}_c''$. Тогда

$$S' = \frac{1}{K_s'} \cdot \bar{S}_c' \quad \text{и} \quad S'' = \frac{1}{K_s''} \cdot \bar{S}_c''.$$

Эти два уравнения позволяют получить выражение, необходимое для определения соотношения размеров видовых фондов фитоценозов с различной видовой емкостью:

$$S' = \frac{K_s'' \cdot S_c'}{K_s' \cdot S_c''} \cdot S'' = \frac{K_s'' \cdot BD' \cdot \bar{\bar{S}}'}{K_s' \cdot BD'' \cdot \bar{\bar{S}}''} \cdot S''. \qquad (3)$$

Все описанные фитоценозы были ранжированы в порядке возрастания значений $\bar{S}$. Сходство определялось между теми из них, которые имели максимально близкие значения $S$, но располагались на разных высокогорных массивах. При расчете коэффициентов не учитывались виды с $R = 81$—$100$ %. Они присутствуют почти во всех фитоценозах и практически не участвуют в круговороте видов. Однако в силу того, что их доля в маловидовых фитоценозах выше, чем во многовидовых, они в определенной степени завышают сходство между маловидовыми фитоценозами. Общее число таких видов в альпийских фитоценозах равно 16. Маловидовые фитоценозы в среднем содержат по 14 видов, фитоценозы со средним и высоким разнообразием — по 15 видов. В видовом фонде субальпийских фитоценозов их общее число равно 23. Фитоценозы с низким видовым разнообразием в среднем содержат по 16 видов, со средним разнообразием — 20, высоким — 22.

На рис. 4 показано соотношение между значениями видового сходства ($K_s$) и средней видовой емкостью ($\bar{\bar{S}}$) сравниваемых фитоценозов. Оно характеризуется достоверной для 1 %-ного уровня значимости положительной корреляции (у альпийских фитоценозов: $r = 0.534$, $K_s = 0.82\bar{\bar{S}} + 15.8$ (рис. 4, *А*); у субальпийских: $r = 0.547$, $K_s = 0.60\,\bar{\bar{S}} + 7.86$ (рис. 4, *Б*)). Значения *BD* можно определить, используя приводимые ранее уравнения регрессии: $BD_{\text{А}} = -0.010\bar{S}_{\text{А}} + 2.13$ (рис. 1) и $BD_{\text{СА}} = -0.016\bar{\bar{S}}_{\text{СА}} + 2.73$ (рис. 2, *А*). Так как при расчете $K_s$ не учитывались виды с $R = 81$—$100$ %, то вместо величины $S_c$ во всех случаях использовалась величина ($S_c - n$), где $n$ — число видов с $R = 81$—$100$ %.

Расчеты показывают, что у альпийских фитоценозов с емкостью, соответствующей 17 и 34 видам, фонд колонизации, включающий виды с $R = 1$—$80$ %, составляет 54 и 89 % фонда фитоценозов с максимальной емкостью (51 вид). Если предположить, что видовой фонд сообществ с высоким видовым разнообразием примерно равен общему числу видов, зарегистрированных в сообществах этого типа (185 видов), то в маловидовых сообществах способны произрастать 91 вид с $R = 1$—$80$ % и 16 видов с $R = 81$—$100$ %. Это составляет 58 % общего фонда колонизации. Фонд сообществ с $\bar{\bar{S}}$, соответствующей 34 видам, составляет соответственно 90 % общего фонда. У субальпийских фитоценозов с $\bar{\bar{S}}$, соответствующей 20 и 36 видам, фонд колонизации составляет 85 и 99 % от общего фонда колонизации многовидовых фитоценозов (с

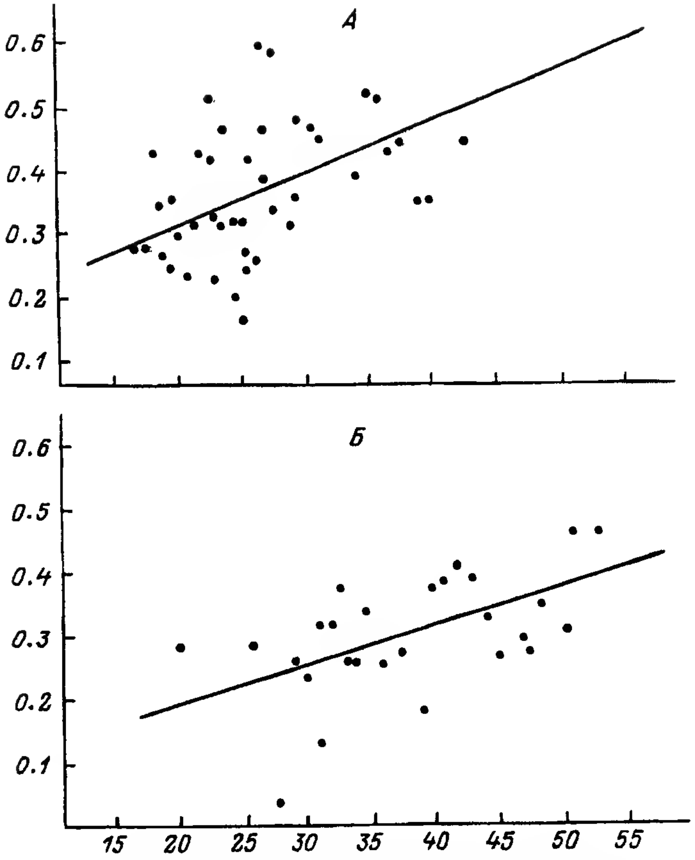


Рис. 4. Соотношение между значениями $K_S$ и $\bar{\bar{S}}$ у фитоценозов альпийских лугов и пустошей (*А*) и субальпийских среднетравных лугов (*Б*).

По осям асбцисс — $\bar{\bar{S}}$; по осям ординат — $K_S$.

$\bar{\bar{S}} = 53$). Отметим, что из общего числа видов, произрастающих в альпийских и субальпийских сообществах, 32 % (в обоих случаях) зарегистрировано только в 1—3 альпийских и 1—2 субальпийских фитоценозах, т. е. является случайным для этих типов сообществ.

Таким образом, практически все (за исключением некоторых случайных) субальпийские виды, произрастающие в сообществах с высоким видовым разнообразием, потенциально способны произрастать в сообществах с низким, а альпийские — в сообществах со средним видовым разнообразием. Большинство альпийских видов может произрастать также в сообществах с низким разнообразием. Кроме того, если абсолютный размер видового фонда у маловидовых сообществ все же меньше, чем у многовидовых, то относительный его размер ($S/S$) у первых более чем в 1.5—2.0 раза больше, чем у вторых (в 1.76 раза у альпийских и в 2.34 раза у субальпийских). Этот фактор должен оказывать влияние на скорость иммиграции видов и обусловливать более высокую устойчивость маловидовых (т. е. с меньшей видовой емкостью) сообществ к нарушению миграционных процессов.

## Видовое разнообразие фитоценозов и выделение новых охраняемых территорий

Применительно к выделению новых охраняемых территорий сделанные выше выводы означают следующее.

В том случае, если новые заповедники или национальные парки предполагается создавать в регионе с ненарушенным или относительно мало нарушенным растительным покровом, сформированным преимущественно полночленными сообществами, и по прогнозу в будущем степень его нарушенности возрастет, но не очень существенно (ситуация 1), то для сохранения определенного числа видов предпочтительнее заповедовать не один участок (или малое число участков) с наиболее высоким видовым разнообразием, а большее число более бедных видами участков со средним или несколько выше среднего разнообразием. Напротив, в случае, если новые природные резерваты предполагается создавать в регионе с сильно нарушенным биоценотическим покровом и существенно обедненной флорой и фауной (ситуация 3), то для сохранения определенного числа видов предпочтительнее выделять меньшее число участков с более высоким видовым богатством, чем большее число менее богатых видами участков. (Данное предсказание требует фактического подтверждения.)

Что касается ситуации 2, когда новые природные резерваты предполагается создавать в регионе с мало нарушенным биоценотическим покровом, но по прогнозу в будущем степень его нарушенности существенно возрастет, а фонд колонизации снизится в результате регионального вымирания видов, то предсказания графической модели кажутся менее определенными. Так как доля утерянных видов в обоих типах сообществ ожидается одинаковой, абсолютное число таких видов в одном богатом сообществе окажется тем же самым, что и в двух нескольких более бедных сообществах с общим числом видов, соответствующим богатому. Однако существует ряд других аргументов против заповедания небольшого числа богатых видами сообществ.

1. Большее число заповеданных участков создаст дополнительные возможности для естественной или искусственной реколонизации видов в случае их вымирания на одном или нескольких из них (Уилкокс, 1983; Бигон и др., 1989: Шаффер, 1989).

2. Так как специфичность видового состава сообществ обычно невысока, значительная его часть может быть обусловлена миграциями организмов из соседних сообществ других типов. Например, сообщества субальпийских среднетравных лугов, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию «миграционного коридора» для альпийских видов, примерно на 16 % определяют видовое богатство альпийских фитоценозоов. Соответственно уничтожение субальпийских лугов в результате перевыпаса должно привести к снижению видового богатства альпийских фитоценозов даже без непосредственного на них воздействия. Последствия разрушения окружающих биоценозов зависят от степени специфичности видового состава охраняемых сообществ, а она, например, ниже в альпийских сообществах с высоким видовым разнообразием, чем с низким. В том случае, когда более высокое видовое богатство одних сообществ по сравнению с другими того же типа обусловлено бóльшим участием в их формировании видов, характерных для соседних сообществ, богатые сообщества будут более уязвимыми к нарушению межценотических миграций, чем бедные.

3. Сложные сообщества преимущественно менее устойчивы к внешнему, неприродному вмешательству, чем простые (см. обзоры: Уатт, 1971; Василевич, 1983; Бигон и др., 1989).

## Заключение

Итак, результаты анализа соотношения степени неполночленности, видового фонда колонизации и видового разнообразия высокогорных фитоценозов Западного Кавказа, а также ряд других аргументов свидетельствуют о том, что стратегия сохранения определенного количества видов путем организации небольшого числа резерватов, характеризующихся наиболее высоким видовым разнообразием, возможно, предпочтительна экономически, но чаще, особенно когда объектом охраны являются слаботрансформированные сообщества, может оказаться менее эффективной в долгосрочном плане по сравнению с организацией большего числа более бедных видами резерватов.

В завершение необходимо обратить внимание на три обстоятельства, ограничивающих значение сделанных выводов. 1. Они сделаны на основе изучения растительных сообществ. Для того чтобы рекомендации были более обоснованными, необходимы исследования других компонентов биоценозов.2. Предполагалось, что объектом охраны является какой-то один определенный тип сообщества, различные варианты которого отличаются альфа-разнообразием. 3. Рекомендации основываются на предположении о том, что целью организации новых природных резерватов является сохранение максимального количества видов без учета их относительной созологической ценности. В том случае, если целью охраны являются конкретные (редкие, эндемичные, реликтовые) виды или их группы, необходимо учитывать и другие критерии, в том числе характер распределения таких видов на градиенте видовой емкости среды.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Акатов В. В.* Факторы варьирования флористического богатства сообществ альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа // Экология. 1995а. № 1. С. 29—34.

*Акатов В. В.* Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Бот. журн. 1995б. Т. 80. № 4. С. 49—64.

*Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

*Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

*Вольф Э. К.* Спасение редких биологических видов // Мир на ладони. 1991. Т. 2. № 2. С. 12—21.

*Малышев Л. И.* Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 338—349.

*Онипченко В. Г., Минаева Т. Ю., Работнова М. В.* К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Деп. в ВИНИТИ, № 1675-В-87. М., 1987. 32 с.

*Работнов Т. А.* Фитоценология. М., 1983. 296 с.

*Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестн. опытного дела. Воронеж, 1924. С. 37—73.

*Семагина Р. Р.* К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. Деп. в ВИНИТИ, № 2831-В2. М., 1992. 22 с.

*Симберлофф Д. С.* Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // Экология. 1982. № 4. С. 37—73.

*Уатт К.* Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. М., 1971. 463 с.

*Уилкокс Б. А.* Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М., 1983. С. 117—142.

*Шаффер М.* Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.

*Abele L. G., Patton W. K.* The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans // J. Biogeogr. 1976. N 3. P. 35—47.

*Blonin M. S., Connor E. F.* Is there a best shape for nature reserves? // Biol. Conserv. 1985. N 32. P. 277—288.

*Cole B. J.* Colonizing abilities, island size, and the number of species on archipelagos // Amer. Natur. 1981. Vol. 117. P. 629—638.

*Deshaye J., Morisset P.* Species-area relationships and the SLOSS effect in a subarctic archipelago // Biol. Conserv. 1989. N 48. P. 265—276.

*Diamond J. M.* The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves // Biol. Conserv. 1975. N 7. P. 129—146.

*Dzwonko Z., Loster S.* Species richness of small woodlands on the Western Carpathian foothills // Vegetatio. 1988. Vol. 76. P. 15—27.

*Dzwonko Z., Loster S.* Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills // Oikos. 1989. Vol. 56. P. 77—86.

*Game M.* Best shape for nature reserves // Nature. 1980. Vol. 287. P. 630—632.

*Hanski I.* Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // Oikos. 1982a. Vol. 38. P. 210—221.

*Hanski I.* Distributional ecology of anthropogenous pants in villages surrounded by forest // Ann. Bot. Fennici. 1982b. Vol. 19. N 1. P. 1—15.

*Kelly B. J., Wilson J. B., Mark A. F.* Causes of the species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand // J. Ecol. 1989. Vol. 77. P. 1021—1028.

*Levins R.* Sone demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entomol. Soc. Amer. 1969. Vol. 15. P. 237—240.

*Mac Arthur R. M., Wilson E. O.* An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387.

*Mac Arthur R. M., Wilson E. O.* The theory of Island Biogeography. Princeton; N. Y.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

*Margalef R.* Homage to Evelin Hutchinson: or why there is an upper limit to diversity // Trans. Connecticut Acad. Arts. Sci. 1972. N 44. P. 211—235.

*Preston F. W.* The canonical distribution of commonnes and rarity // Ecology. 1962. N 13. P. 185—215, 410—432.

*Simberloff D., Gotelli N.* Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone // Biol. Conserv. 1984. N 29. P. 27—46.

*Zacharias D., Brandes D.* Species-area — relationships and frequency. Floristical data analysis of 44 isolated woods in north western Germany // Vegetatio. 1990. Vol. 88. P. 21—29.

Кавказский государственный
биосферный заповедник
Майкоп

Получено 10 II 1997

## SUMMARY

Analysis of species richness, degree of species unsaturation and species pool of high mountain phytocoenoses in the Western Caucasus shows that the strategy of preservation of definite species number by creation of a few preserves with communities maximally rich by species composition, in certain cases is less effective in long-term aspect than the organization of numerous preserves containing communities less rich in species composition.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.842.2 (–924/–925)

© В. В. Никитин

## СИСТЕМА РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И КАВКАЗА

## V. V. NIKITIN. THE SYSTEM OF THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*) OF EASTERN EUROPEAN AND CAUCASIAN FLORA

В статье суммируются итоги проводившихся автором многолетних исследований рода *Viola* флоры Восточной Европы и Кавказа. Приведены принятая автором система рода и ее обоснование. Описаны новые надвидовые таксоны, дана их типификация.

Род *Viola* L. — сложная в таксономическом отношении группа цветковых растений, насчитывающая около 500 видов (Becker, 1925; Laurence, 1951; Spare, 1956; Hutchinson, 1967; Willis, 1973), распространенных по всему земному шару и встречающихся на всех континентах, кроме Антарктиды.

В ходе многолетней работы по изучению фиалок флоры Восточной Европы и Кавказа автор пришел к выводу о необходимости внести ряд изменений в систему рода.

Наиболее существенное изменение состоит в том, что в отличие от большинства предшествующих исследователей, за исключением лишь E. Boissier (1867), мы признаем у фиалок флоры Восточной Европы и Кавказа лишь два подрода (секции) — *Viola* (= *Nominium*) и *Melanium*, расширяем границы подрода *Viola* и включаем в него подроды (секции) *Dischidium* и *Chamaemelanium*. В поддержку этого утверждения говорят проведенные нами исследования морфологических, анатомических и ультраструктурных особенностей строения их представителей, а также другие признаки, известные по обширной литературе. Из числа последних приведем следующие.

1. Форма столбика (рис. 1). Столбики видов различных секций подрода *Viola* довольно сходны и связаны между собой постепенным переходом (рис. 1, *1—13*). Центральное место в этой морфоклинии, на наш взгляд, занимает секция *Trigonocarpea* со слегка загнутыми в короткий носик или почти прямыми, не утолщенными на верхушке столбиками (рис. 1, *1—4*). В секции *Viola* почти не утолщенный столбик загнут более сильно, чем в секции *Trigonocarpea*; его носик более длинный (например, у *V. chelmea* Boiss. et Heldr. и др. видов) (рис. 1, *5, 6*). Вместе с тем у некоторых видов секции *Viola* (например, у *V. ignobilis* Rupr.) длина носика и изгиб столбика не столь значительны, тогда как у ряда видов секции *Trigonocarpea*, таких как *V. reichenbachiana* Jord. или *V. rupestris* F. W. Schmidt, носик может быть довольно длинным. У видов секций *Estolonosae*, *Adnatae* и *Plagiostigma* носик, напротив, становится более коротким, чем у таковых секции *Trigonocarpea* (рис. 1, *7—11*), а столбик несколько утолщается на верхушке. При этом у одних видов (*V. primulifolia* L., *V. gmeliniana* Schult.) утолщение столбика незначительно и ограничено лишь его верхушкой (рис. 1, *10, 11*), тогда как у других, таких как *V. macroceras* Bunge или *V. selkirkii* Pursh ex Goldie, гвоздевидно приплюснутые на верхушке столбики имеют обратноконусообразную форму и постепенно утолщаются снизу вверх (рис. 1, *7—9*). Последние весьма сходны с обратнобутылковидными столбиками видов секции

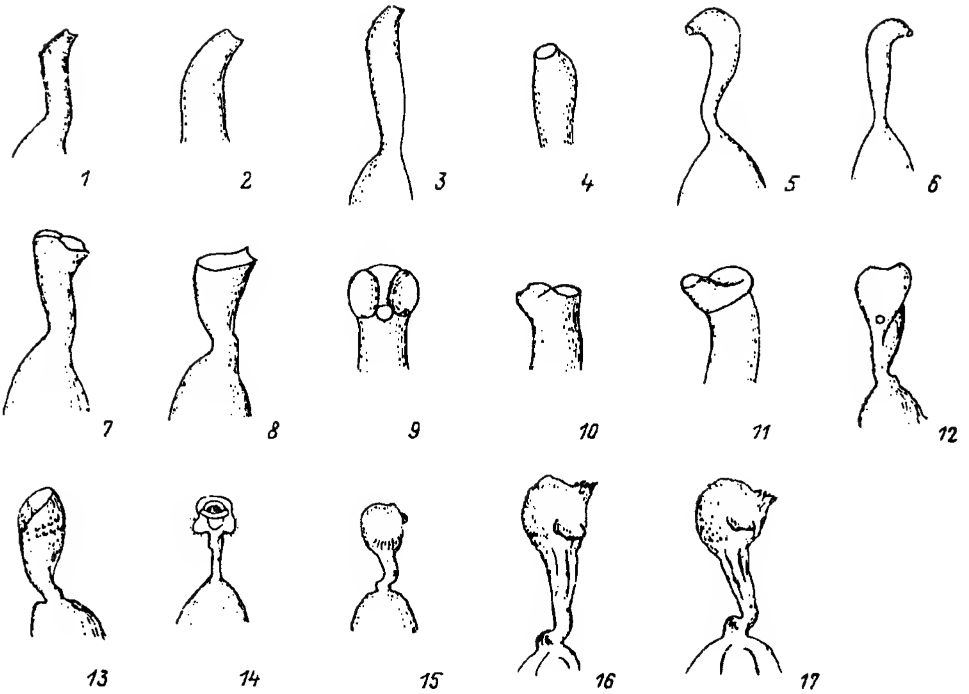


Рис. 1. Морфология столбиков видов рода *Viola*.

*1* — *V. reichenbachiana*; *2* — *V. mauritii* Telp.; *3* — *V. canina*; *4* — *V. uliginosa*; *5* — *V. chelmea*; *6* — *V. odorata*; *7* — *V. macroceras*; *8, 9* — *V. selkirkii*; *10* — *V. gmeliniana*; *11* — *V. primulifolia*; *12* — *V. biflora*; *13* — *V. canadensis*; *14, 15* — *V. tricolor*; *16* — *V. cornuta*; *17* — *V. rafinesquii*. *1—15* — по: Becker, 1925; *16, 17* — по: Clausen, 1929.

*Dischidium*, отличающимися полной редукцией носика и преобразованием гвоздевидно приплюснутой верхушки столбика в двулопастную (рис. 1, *12*). Отметим, что начальные этапы образования двулопастной верхушки столбика отмечены и у видов секции *Adnatae* (рис. 1, *9*). Весьма близкое строение характерно и для столбиков видов секции *Chamaemelanium* (например, *V. canadensis* L.) (рис. 1, *13*).

С другой стороны, столбики видов подрода *Melanium* резко отличны от таковых в подроде *Viola*. Они состоят из относительно очень тонкой нижней части и расположенной на ней шарообразной головки, диаметр которой превосходит диаметр нижней части в 4—6 раз (например, *V. rafinesquii* Greene и др.) (рис. 1, *14—17*).

2. Морфология венчика (рис. 2). Боковые лепестки большинства представителей подрода *Viola* направлены вниз, и все лепестки образуют между собой более или менее равные углы, из-за чего цветок кажется «актиноморфным» (рис. 2, *1*). У видов подрода *Melanium* (за исключением представителей секции *Pseudonovercula*) боковые лепестки, напротив, направлены вверх, благодаря чему цветок приобретает отчетливо зигоморфный характер (рис. 2, *2*).

3. Пигменты венчика. Синеокрашенные цветки гербарных образцов большинства представителей подрода *Viola* полностью выцветают через 1—3 года хранения. Синий цвет в окраске венчика видов подрода *Melanium* сохраняется и через 150—200 лет гербарного хранения. Это говорит о том, что эти подроды существенно различаются по пигментному составу.

4. Наличие клейстогамных цветков. Для большинства секций подрода *Viola* характерно образование после весеннего хазмогамного цветения плодущих летних клейстогамных цветков, хазмогамные же цветки летом не образуются. В подроде *Melanium* не бывает клейстогамных цветков, а хазмогамное цветение у некоторых видов продолжается без перерыва в течение всего вегетационного периода.

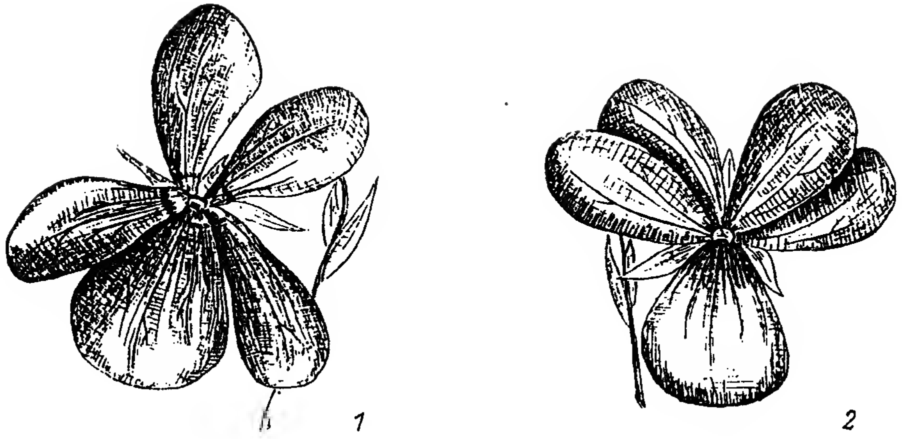


Рис. 2. Морфология венчика фиалок (рис. М. А. Азаркиной).
Венчик, характерный для видов: *1* — подрода *Viola*, *2* — подрода *Melanium*.

5. Наличие цветков, собранных в соцветия. I. Roper (1922) обнаружила в окр. г. Бристоля в Великобритании 3 изолированных местонахождения нетипичного *V. riviniana* Reichenb. из секции *Trigonocarpea* подрода *Viola*, у которого хазмогамные цветки на коротких цветоножках собраны в малоцветковые пазушные соцветия. Все остальные известные нам примеры наличия соцветий у гибридов фиалок также относятся к видам подрода *Viola*.[1] В подроде же *Melanium* до сих пор не отмечено наличия соцветий.

6. Прилистники. У видов всех секций, включаемых в подрод *Viola*, прилистники цельные, цельнокрайные, по краю бахромчатые или зубчатые, но не раздельные. У видов подрода *Melanium* прилистники почти всегда перисто- или пальчато-раздельные, и лишь в олиготипной секции *Pseudonovercula* они глубоко надрезанно-зубчатые.

7. Жизненная форма. Все виды подрода *Viola* — многолетники, и лишь в подроде *Melanium* обнаружены однолетние жизненные формы.

8. Числа хромосом. В секциях подрода *Viola* основные числа хромосом константны: *Trigonocarpea* и *Viola* — $x = 10$; *Estolonosae*, *Adnatae* и *Plagiostigma* — $x = 12$; *Dischidium* и *Chamaemelanium* — $x = 6$. В секциях подрода *Melanium* имеется несколько основных чисел хромосом: $x = 3$, 5—13, 17.

9. Гибридизация. Известны природные или полученные искусственно, жизнеспособные или нет гибриды между видами различных секций подрода *Viola*: *Trigonocarpea* и *Viola*, *Trigonocarpea* и *Plagiostigma*, *Viola* и *Plagiostigma*, *Plagiostigma* и *Dischidium* (Borbas, 1890; Becker, 1910; Bold, Gershoy, 1934; Gershoy, 1934; Dodd, Gershoy, 1943; Valentine, 1962, и др.). До сих пор, однако, не были обнаружены или получены путем обычного скрещивания, а не прививки гибриды между видами подродов *Viola* и *Melanium*. J. Clausen (1951: 206) в своей книге по эволюции видов растений особо подчеркнул невозможность получения искусственных гибридов между видами секций *Chamaemelanium*, *Nominium* (= подрода *Viola* в нашей работе) и секции (= подрода) *Melanium*, что свидетельствует о более далеком родстве этих таксонов.

10. Состав нектара. Согласио исследованиям M. S. Percival (1961), в составе нектара видов подрода *Viola* преобладают фруктоза и глюкоза, а сахарозы мало (у *V. hirta* L., *V. labradorica* Schrank var. *purpurea*, *V. odorata* L. [var.] *alba*, *V. odorata* cult. var., *V. reichenbachiana* Jord., *V. riviniana* Reichenb.) или нет совсем (у *V. lactea*

---

[1] Кроме того, соцветия характерны для видов гавайской секции (а скорее всего подрода) *Nosphinium* W. Beck.

Smith × *V. riviniana* Reichenb. и *V. odorata* L.). У изученных этим автором видов подрода *Melanium* (*V. arvensis* A. J. Murray, *V. tricolor* L. subsp. *curtisii* (yellow), *V. tricolor* L. subsp. *curtisii* (blue-violet) и *V. tricolor* L. subsp. *tricolor*), напротив, в составе сахаров нектара преобладает сахароза.

О том что эти два подрода, понимаемые в широком смысле, отличаются друг от друга более резко, чем секции *Dischidium* и *Chamaemelanium* от секций *Trigonocarpea*, *Viola*, *Adnatae*, *Estolonosae* и *Plagiostigma*, говорят и новые, неизвестные ранее данные, впервые полученные в ходе проведенного нами биосистематического исследования представителей рода *Viola*.

1. Строение пыльцевых зерен. Пыльца видов всех секций подрода *Viola* некрупная, 20—40 мкм в диам., 3-бороздная или 3-, реже 4-бороздно-поровая; поры обычно незаметны при изучении на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). Ее поверхность мелкозернистая, как правило, практически не перфорированная, стойкая к воздействию электронного пучка СЭМ при больших увеличениях. В подроде *Melanium* пыльцевые зерна в 1.5—2 раза крупнее, 40—70 мкм в диам., 4-, 5-, реже 3- и 6-бороздно-поровые; поры всегда хорошо заметны при изучении на СЭМ. Поверхность пыльцевых зерен незернистая, обычно отчетливо перфорированная, вздувающаяся под воздействием электронного пучка при больших увеличениях.

2. Ультраструктура поверхности коробочки. На электронных микрофотографиях поверхности створки коробочки всех изученных нами видов из различных секций подрода *Viola* хорошо заметны валикообразные, червеобразно извивающиеся кутикулярные складки, отсутствующие в подроде *Melanium*.

3. Анатомия вегетативных органов. В стеблях и цветоножках всех исследованных видов подрода *Viola* проводящие пучки окружены хорошо дифференцированным слоем протофлоэмных волокон. Они могут одревесневать, выполняя при этом механические, арматурные функции. Межпучковая паренхима никогда не одревесневает.

Принципиально по-иному обеспечивается необходимая жесткость стеблей и цветоножек у видов подрода *Melanium*. Кольцо протофлоэмных волокон здесь обычно не выражено, а механические функции берет на себя одревесневающая межпучковая паренхима, образующая вместе с ксилемой жесткий замкнутый цилиндр.

Стебли в подроде *Viola* обычно без центральной воздушной полости, округлодвухгранные, не крылатые, с одной плоской гранью и двумя небольшими ребрами по ее краям. Высота ребер меньше их ширины. В подроде *Melanium* стебли с большой центральной воздушной полостью, округло-гранистые или округлые, с 2 или 3 высокими крыльями.

Второе существенное изменение, вносимое нами в систему рода, заключается в том, что внутри подрода *Viola* мы выделяем 3 группы более близких секций, объединяемых в следующие надсекции: 1) надсекция *Viola* (секции *Trigonocarpea*, *Mirabiles* и *Viola*); 2) надсекция *Plagiostigma* (секции *Adnatae*, *Estolonosae* и *Plagiostigma*); 3) надсекция *Dischidium* (секции *Dischidium* и *Chamaemelanium*).

Секции *Trigonocarpea*, *Mirabiles* и *Viola* схожи в том, что имеют утончающийся и изогнутый на верхушке столбик; основное число хромосом x = 10; ариллус, расположенный на спинной, брюшной и боковых поверхностях семени; голубые, сине-фиолетовые или беловатые цветки. Виды этих секций имеют по три (или более) проводящих пучка в черешке; систему главного корня, образуемую многолетними, постоянно нарастающими верхушкой эпигеогенными корневищами, в наиболее старых из которых насчитывается до 9—14 годичных слоев.

В секциях *Adnatae*, *Estolonosae* и *Plagiostigma* отмечены блюдцеобразно приплюснутый и скошенный на верхушке столбик, увенчивающийся коротким конусообразным носиком с небольшим отверстием рыльца; основное число хромосом x = 12; ариллус, как правило, присоединяющийся к семени лишь вдоль брюшного шва; голубые, фиолетовые, беловатые или пурпурно-красные цветки. Для них также характерны наличие 3 проводящих пучков в черешке, придаточная корневая система и недолгоживущие корневища (возраст эпигеогенных корневищ видов секции *Adnatae* и *Estolonosae* не превышает 2—3 лет, а в ползучих, гипогеогенных корневищах представителей секции *Plagiostigma* годичные слои вообще не выражены).

Секции *Dischidium* и *Chamaemelanium* отличают достаточно сложная более или менее двулопастная на верхушке форма столбика; основное число хромосом x = 6; ариллус, расположенный лишь на брюшной стороне семени; иногда несколько приподнятые кверху боковые лепестки; обычно желтая окраска венчика и черешки с одним проводящим пучком, отмеченные у видов секции *Dischidium* (анатомическое строение видов секции *Chamaemelanium*, не встречающейся на территории нашей флоры, не изучалось); недолгоживущие эпигеогенные корневища и обычно придаточная корневая система.

В надсекции *Viola* нами были изменены ранг и систематическое положение секции *Mirabiles*, ранее включавшейся в секцию *Trigonocarpea* в качестве подсекции. Основанием для этого послужило главным образом то, что, на наш взгляд, она возникла в результате гибридизации предковых форм секций *Trigonocarpea* и *Viola*. С чисто морфологической точки зрения виды секции *Mirabiles* отличает ряд специфических черт строения, не свойственных другим таксонам секции *Trigonocarpea*. Это прежде всего наличие одновременно розеточных хазмогамных и стеблевых клейстогамных цветков; в подавляющем большинстве случаев бесплодие хазмогамных цветков; скученность стеблевых листьев близ верхушки стебля; обязательное побурение листовых пластинок даже при самой быстрой и качественной сушке гербарного образца; остротрехгранная форма стебля на поперечном срезе.

Секция *Estolonosae* s. l. (= *Adnatae* s.l.) надсекции *Plagiostigma* впервые была разделена нами на две секции — *Adnatae* s.str. и *Estolonosae* s.str., имеющие ранг, равный с рангом секции *Plagiostigma*.

Представителей первой из них отличают светло-голубые, белесоватые цветки, светло-коричневые или желтоватые семена и светлые желтовато-зеленые листовые пластинки. У некоторых относимых сюда видов (например, у *V. rupicola* Elmer) имеются ползучие побеги, отсутствующие у представителей секции *Estolonosae*. Кроме того, для них характерен неспециализированный диплохорный тип распространения семян. Семена обычно мелкие, с небольшими ариллусом. Плодоножки прямостоячие, лишь слегка изогнутые на верхушке. Коробочки узкоэллипсоидальные, широко растрескивающиеся.

Для видов, входящих в секцию *Estolonosae*, характерна специализация в направлении усиления мирмекохорных признаков строения семян, коробочек и плодоножек. Их семена крупные, с крупным ариллусом, иногда обрастающим семя со всех сторон, с покрытой микрорельефом поверхностью. Плодоножки несколько раз перекручены и изогнуты по длине, из-за чего широкоэллипсоидальные, слегка приоткрывающиеся коробочки касаются земли или приподняты над ней лишь на 1.5—2.0 см. Кроме того, у видов, относимых нами к *Estolonosae*, цветки и семена имеют более или менее явный красноватый оттенок, а листья темно-зеленые.

И наконец, последнее значимое изменение, вносимое нами в систему рода *Viola* L., состоит в разделении секции *Melanium* (= *Novercula*) на две подсекции: *Melanium* и *Infudibulares*.

Основным признаком, служащим для их разграничения, является форма венчика. У представителей подсекции *Melanium* венчик плоский (с отгибом), лепестки значительно превышают чашечку. У видов, относимых нами к подсекции *Infudibulares*, венчик воронкообразный, а лепестки короче, равны или лишь незначительно превышают чашечку. Помимо этого в составе пыльцы видов подсекции *Infudibulares* преобладают 5- и 6-бороздно-поровые пыльцевые зерна, тогда как у представителей подсекции *Melanium* — 4- и 5-бороздно-поровые. Все виды, относимые к подсекции *Infudibulares*, — ценофобные, преимущественно самоопыляющиеся однолетники. Среди представителей подсекции *Melanium*, напротив, преобладают многолетние и 2—3-летние, как правило, ценофильные виды, способные к перекрестному опылению.

Далее приводятся система рода и новые надвидовые таксоны рода *Viola* L. флоры Восточной Европы и Кавказа. Указаны названия видов, встречающихся на территории флоры.

## Genus *Viola* L.

1753, Sp. pl.: 933; id. 1754, Gen. pl., ed. 5: 402; W. Beck. 1925, in Engl. Nat. Pflanzenfam. ed. 2, Bd 21: 363—376. — *Jon* Medik. 1787, Malvenfam.: 102. — *Erpetion* DC. ex Sweet, 1826, Brit. Fl. Gard. 2:170; Reichenb. 1837, Handb. Nat. Pfl.-Syst.: 269. — *Chrysion* Spach, 1836, Hist. Nat. Veg.: 509. — *Mnemion* Spach, 1836, l.c.: 510; Nieuwl. et Kaczmarek, 1914, Amer. Midl. Nat. 3, 8: 217. — *Lophion* Spach, 1836, l.c.: 215; Nieuwl. et Kaczmarek, 1914, l.c.: 215. — *Dischidium* (Ging.) Reichenb. 1837, Handb. Nat. Pfl.-Syst.: 269. — *Grammeionium* Reichenb. 1837, l.c.: 269. — *Jonium* Reichenb. ex Steud. 1840, Nomencl. bot. ed. 2, 1: 814. — *Cittaronium* Reichenb. 1841, Deutsch. Bot. Herb.-Busch: 186. — *Crocion* Nieuwl. et Kaczmarek, 1914, l.c. 3, 8: 214.

Лектотип (Nieuwland, Kaczmarek, 1914): *Viola odorata* L.

## Subgen. 1. *Viola*

*Viola* sect. *Nominium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 291; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 450, s.l, incl. grex *Dischideae*. — *Viola* sect. *Chamaemelanium* Ging. 1823, l.c.: 28; id. 1824, l.c.: 291. — *Viola* sect. *Dischidium* Ging. 1823, l.c.: 28; id. 1824, l.c.: 300; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 276. — *Viola* subgen. *Nominium* (Ging.) Peterm. 1846, Deutschl. Fl.: 64; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 353, sine auct. comb. — *Viola* subgen. *Dischidium* (Ging.) Peterm. 1846, l.c.:65; Юз. 1949, цит. соч. 15: 441, sine auct. comb. — *Viola* sect. *Viola*; Valentine et al. 1968, l.c. 2: 272.

Многолетние растения с цельными прилистниками и направленными вниз боковыми лепестками. В листовых пластинках, черешках, стеблях и цветоножках большинства изученных видов подрода отмечены колленхима и (или) склеренхима. В стеблях и цветоножках склеренхима в отличие от подрода *Melanium* расположена не между пучками, а вокруг пучков. Столбик на верхушке разнообразной формы, но никогда не бывает внезапно шарообразно утолщенным. Обычно имеются клейстогамные цветки. Пыльцевые зерна 20—40 мкм в диам., 3—4-бороздные. Спородерма мелкозернистая, неперфорированная. Поверхность коробочки всех исследованных видов покрыта валикообразными кутикулярными складками.

Тип: лектотип рода.

## **Supersect. Viola**

*Viola* grex *Rostellatae* Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 451, stat. indef. — *Viola* subsect. *Rostellatae* (Boiss.) Clausen, 1929, Ann. Bot. (London), 43: 750, sine auct. comb.

Многолетние растения с голубым, сине-фиолетовым или белым венчиком, изогнутым и не утолщенным на верхушке столбиком, довольно крупным ариллусом, расположенным на семени вдоль брюшного шва со стороны микропиле и вокруг микропиле на спинной и боковых поверхностях семени, и основным числом хромосом x = 10.

Тип: лектотип рода.

Sect. 1. *Trigonocarpea* Godr. 1857, Fl. Lorraine, ed. 2, 1: 88; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 375. — *Viola* grex *Rostratae* Kupff. 1903, Österr. Bot. Zeitschr. 53, 8: 328; id. 1903, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 4, 3: 167. — *Viola* sect. *Rostratae* Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 193. — *Viola* subsect. *Rostratae* (Kupff.) Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 273.

Растения с прямостоячим олиственным побегом, реже розеточные. Стебли округлые, с двумя ребрами, равномерно олиственные. Цветки расположены в пазухах только стеблевых или только розеточных листьев. Хазмогамные цветки, в норме (у не гибридных растений) — плодущие. Столбик на верхушке слабо изогнут и вытянут в короткий носик, длина которого не превышает половины толщины столбика. Рыльце клювовидное или пастьевидное, с широким отверстием. Коробочки продолговато-трехгранные, разбрасывающие семена. Плодоножки прямостоячие. Относительно некрупный ариллус присоединяется к семени на его брюшной, спинной и боковых сторонах. Поверхность спермодермы мелкобугорчатая, без каких-либо рисунков или узоров как на всей поверхности в целом, так и на поверхностях ее отдельных клеток. На поверхности листовых пластинок обычно имеются буроватые точки и штрихи, представляющие собой пигментированные клетки или группы клеток эпидермы. Этим виды секции *Trigonocarpea* отличаются от видов всех других секций, встречающихся на территории нашей флоры.

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola sylvatica* Fries, p.p. (*Viola riviniana* Reichenb.).

Subsect. 1. *Rosulantes* (Borb.) Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 378, sine auct. comb. — *Viola* grex *Rosulantes* Borb. 1890, in W. Koch, Syn. Deutsch. Schweiz. Fl. ed. 3, 1, 2: 196, stat. indef.

Растения с олиственным стеблем и розеткой прикорневых листьев, в пазухах которых никогда не бывает цветков. Столбик на верхушке с многочисленными сосочками (папиллами).

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola riviniana* Reichenb.

**Ser. 1. Denticulatae Vl. Nikit. ser. nov.**

Stipulae foliorum caulinorum mediorum margine denticulatae vel dentatae, late lanceolatae vel late ovatae. Plantae glabrae vel glabriusculae, in pagina superiore folii solum pilis amplis sparsis tectae.

Прилистники средних стеблевых листьев по краю мелкозубчатые или зубчатые, широколанцетные или широкояйцевидные. Растения голые или почти голые, с редкими крупными волосками, расположенными только на верхней поверхности листа.

Тип: *Viola tanaitica* Grosset.

Виды: *V. mauritii* Tepl., *V. tanaitica* Grosset.

**Ser. 2. Rupestres Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 388, descr. ross.**

Plantae plerumque haud altae et brevissime pubescentes. Stipulae foliorum caulinorum mediorum margine denticulatae vel dentatae, late lanceolatae vel late ovatae, pro more ad 1 cm longae. Folia radicalia rotundato-reniformia, basi late cordata, apice obtusa; folia caulina rotundato- vel ovato-cordata, basi cordata, apice acutata.

Растения обычно невысокие и очень коротко опушенные. Прилистники средних стеблевых листьев по краю мелкозубчатые или зубчатые, широколанцетные или широкояйцевидные, обычно до 1 см в длину. Прикорневые листья округло-почковидные, в основании широкосердцевидные, на верхушке тупые. Стеблевые листья округло- или яйцевидно-сердцевидные, на верхушке слегка оттянуто заостренные.

Тип: *Viola rupestris* F. W. Schmidt.

Виды: *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *rupestris*, *V. rupestris* subsp. *glaberrima* (Murb.) Vl. Nikit., *V. rupestris* subsp. × *glabrescens* (Neuman) Vl. Nikit.

**Ser. 3. Fimbriatae Vl. Nikit. ser. nov.**

Stipulae margine fimbriatae.

Прилистники по краю бахромчатые.

Тип: *Viola riviniana* Reichenb.

Виды: *V. riviniana* Reichenb., *V. reichenbachiana* Jord., *V.* × *intermedia* Reichenb., *V. sieheana* W. Beck.

Subsect. 2. *Arosulatae* (Borb.) Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 389, sine auct. comb. — *Viola* grex *Arosulatae* Borb. 1890, in W. Koch, Syn. Deutsch. Schweiz. Fl. ed. 3, 1, 2: 204, stat. indef.

Многолетние растения с олиственным стеблем и обычно без розетки прикорневых листьев. Столбик на верхушке с сосочками (папиллами).

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola persicifolia* Schreb.

**Ser. 1. Elatiores Vl. Nikit. ser. nov.**

Plantae perennes, nemorales, 30—50(70) cm altae, cum stipulis amplis foliaceis, foliorum mediorum petiolo aequilongis vel eo longioribus. Folia basi cordata vel truncata.

Многолетние дубравные растения 30—50(70) см выс. с крупными листовидными прилистниками, у средних листьев превышающими длину черешка или равными ей. Листья в основании сердцевидные или усеченные.

Тип: *Viola jordanii* Hanry.

Виды: *V. jordanii* Hanry, *V. montana* L., *V. tzvelevii* Vl. Nikit.

**Ser. 2. Cuneatofoliae Vl. Nikit. ser. nov.**

Folia omnia, vel saltem superiora aut inferiora basi cuneata. Plantae 10—40 cm altae.

Листья все или по крайней мере верхние или нижние в основании клиновидные. Растения 10—40 см выс.

Тип: *Viola pumila* Chaix.

Виды: *V. accrescens* Klok., *V. pumila* Chaix.

**Ser. 3. Vericaninae Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 396, descr. ross.**

Plantae perennes, glabrae vel glabellae, foliis ovatis, basi cordatis vel truncatis, apice acutis vel obtusiusculis; floribus caerulescentibus, stipulis lanceolatis, ad marginem denticulatis et pro more 2/3 petioli brevioribus.

Многолетние растения, голые или почти голые, с яйцевидными листьями. Листовые пластинки в основании сердцевидные или усеченные, на верхушке острые или туповатые. Цветки голубоватые. Прилистники ланцетные, по краю мелкозубчатые и обычно не превышающие 2/3 длины черешка.

Тип: *Viola canina* L.

Виды: *V. canina* L. subsp. *canina*, *V. canina* subsp. *contracta* Vl. Nikit.; *V. nemoralis* Kütz. subsp. *nemoralis*, *V. nemoralis* subsp. *abbreviata* Vl. Nikit.; *V.* × *litoralis* Spreng. subsp. *litoralis*, *V.* × *litoralis* subsp. *litvinovii* Vl. Nikit.; *V.* × *ritschliana* W. Beck.; *V.* × *braunii* Bord.; *V.* × *villaquensis* Benz; *V.* × *neglecta* F. W. Schmidt; *V.* × *klingeana* W. Beck.

**Ser. 4. Lacteae Vl. Nikit. ser nov.**

Plantae perennes, caulescentes, in locis humidis crescentes floribus lacteis vel vix caerulescentibus et foliis basi truncatis flavo-virentibus.

Произрастающие во влажных местах многолетние растения с олиственным стеблем, молочно-белыми или чуть голубоватыми цветками и желто-зелеными усеченными в основании листьями.

Тип: *Viola persicifolia* Schreb.

Виды: *V. persicifolia* Schreb.

Subsect. 3. *Repentes* (Kupff.) Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 401. — *Viola* grex *Repentes* Kupff. 1903, Österr. Bot. Zeitschr. 53, 8: 329, stat. indef.

Розеточные растения без удлиненного олиственного побега. Верхушка столбика гладкая, без сосочков.

Тип: *Viola uliginosa* Bess.

Монотипная подсекция.

**Sect. 2. Mirabiles (Nym. ex Borb.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov.** — *Viola* grex *Mirabiles* Nym. ex Borb. 1890, in W. Koch, Syn. Deutsch. Schweiz. Fl. ed. 3, 1, 2: 195, stat. indef., cum auct. Nym. 1854—1855, Syll. Fl. Eur.: 226, non. nud., stat. indef. — *Viola* sect. *Trigonocarpea* Godr. subsect. *Mirabiles* (Nym. ex Borb.) Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 375. — *Viola* sect. *Mirabiles* (Nym.) Zuev, 1996, Фл. Сибири, 10: 86, comb. invalid.

Многолетние растения с олиственным стеблем и розеткой прикорневых листьев. Стебли остротрехгранные, с двумя ребрами, неравномерно олиственные (листья скучены на верхушке). Хазмогамные цветки, расположенные в пазухах розеточных листьев, обычно бесплодные. Клейстогамные цветки, расположенные в пазухах верхних стеблевых листьев, — плодущие. Столбик на верхушке слабо изогнут и вытянут в короткий носик, длина которого не превышает половины толщины столбика, гладкий, без сосочков. Рыльце клювовидное или пастьевидное, с широким отверстием. Коробочки продолговато-трехгранные, разбрасывающие семена. Плодоножки прямостоячие. Относительно некрупный ариллус присоединяется к семени на его брюшной, спинной и боковых сторонах. На поверхности некоторых клеток спермодермы имеется ямчатый рисунок. На поверхности листовых пластинок обычно имеются буроватые точки и штрихи, представляющие собой пигментированные клетки или группы клеток эпидермы, окрашенные менее интенсивно, чем у представителей секции *Trigonocarpea.*

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola mirabilis* L.

Виды: *V. mirabilis* L.

Sect. 3. *Viola*; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 272, pro subsect. — *Viola* sect. *Hypocarpea* Godr. 1857, Fl. Lorraine, ed. 2, 1: 86; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 363. — *Viola* grex *Uncinatae* Kupff. 1903, Österr. Bot. Zeitschr. 53, 8: 328; id. 1903, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 4, 3: 162—163, stat. indef.; id. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 174, pro sect.

Многолетние розеточные растения, не образующие удлиненных прямостоячих побегов. Столбик на верхушке изогнут и вытянут в крючковидно загнутый или горизонтально направленный носик, длина которого равна толщине столбика. Отверстие рыльца небольшое, округлое. Плодоножки полегающие, коробочки шарообразные, лежащие на земле. Их створки глубокоскладчатые, чем секция отличается от других секций рода. Семена рассыпаются в непосредственной близости от коробочки и имеют необычайно крупный ариллус. Поверхность спермодермы и ее отдельных клеток покрыта рисунками разного типа. Бурых точек и штрихов на поверхности листовой пластинки нет.

Тип: лектотип рода.

Subsect. 1. *Eflagellatae* (Kitt.) Kupff. 1909, в Кузн. и др. Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 190. — *Viola* grex *Eflagellatae* Kitt. 1844, in Taschenb. Fl. Deutschl. 2: 934, stat. indef.

Растения без ползучих побегов.

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola hirta* L.

**Ser. 1. Hirtae Vl. Nikit. ser. nov.**

Plantae perennes, foliis plus minusve dense pilosis, a griseo viridibus ad viridia; capsulis pilosis, plus minusve levibus.

Растения многолетние, с листьями более или менее густо опушенными, от серо-зеленых до зеленых. Коробочки опушенные, более или менее гладкие.

Тип: *Viola hirta* L.

Виды: *V. ambigua* Waldst. et Kit., *V. collina* Bess., *V. hirta* L., *V.* × *interjecta* Borb., *V. thomasiana* Song. et Perr.

**Ser. 2. Pyrenaicae Vl. Nikit. ser. nov.**

Plantae perennes, foliis glabris vel subglabris, fusco-viridibus. Capsulae glabrae plicis vallatis ornatae.

Многолетние растения с голыми или почти голыми буро-зелеными листьями. Коробочки голые, с валикообразными складками, образующими заметный при визуальном изучении узор.

Тип: *Viola pyrenaica* Ramond ex DC.

Виды: *V. pyrenaica* Ramond ex DC.

Subsect. 2. *Viola.* — *Viola* grex *Flagellatae* Kitt. 1844, Taschenb. Fl. Deutschl. 2: 935, stat. indef. — *Viola* subsect. *Flagellatae* (Kitt.) Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 175.

Растения с ползучими побегами.

Тип: лектотип рода.

**Ser. 1. Viola.**

Многолетние растения с ланцетными, широколанцетными или яйцевидными цельнокрайными или короткобахромчатыми прилистниками и голубоватыми, беловатыми в центре или целиком темно-фиолетовыми цветками.

Тип: лектотип рода.

Виды: *V. odorata* L., *V. suavis* Bieb., *V.* × *vindobonensis* Wiesb.

**Ser. 2. Scotophyllae Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 366, descr. ross.**

Plantae perennes stipulis lineari-lanceolatis, margine longe fimbriatis et pilosis, floribus albis violaceisve, odoratis.

Многолетние растения с линейно-ланцетными, по краю длиннобахромчатыми и опушенными прилистниками и душистыми белыми или фиолетовыми цветками.

Тип: *Viola alba* Bess.

Виды: *V. dehnhardtii* Tenore, а также, возможно, *V. alba* Bess. (на северо-западе Украины и юго-западе Белоруссии).

## Supersect. 2. Plagiostigma (Godr.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov.

*Viola* sect. *Plagiostigma* Godr. 1857, Fl. Lorraine, ed. 2, 1: 90; Clausen, 1929, Ann. Bot. (London), 43: 751, pro subsect., sine auct. comb. — *Viola* grex *Patellares* Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 451, stat. indef.

Многолетние растения с фиолетовым, беловатым или пурпурно-красным венчиком, со столбиком, слегка расширенным кверху, скошенно блюдцеобразно приплюснутым и вытянутым в короткий конусообразный носик с небольшим округлым отверстием рыльца, расположенным на его верхушке. Ариллус расположен лишь на брюшной стороне семени в его микропилярной части. Основное число хромосом $x = 12$.

Тип: *Viola palustris* L.

**Sect. 1. Adnatae (W. Beck.) Vl. Nikit. s. str., comb. et stat. nov.** — *Viola* grex *Adnatae* W. Beck. 1925, in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 21: 368, stat. indef., p.p., excl. sect. *Estolonosae*; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 275, pro subsect., p.p., excl. sect. *Estolonosae*. — *Viola* subgen. *Violidium* C. Koch, 1841, Linnaea, 15: 251. — *Viola* grex *Estolonosae* Kupff. 1903, Österr. Bot. Zeitschr. 53, 8: 329, p.p., stat. indef.; id. 1903. Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 4, 3: 180—181, p.p., stat. indef.; id. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 217, p.p., pro subsect. — *Viola* grex *Umbrosae* Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 408, descr. ross.

Plantae perennes stolonibus nullis, vel rosulis foliorum et stolonibus reptantibus, floribus dilute violaceis vel fere albis, sepalis acutis, pedicellis fructiferis erectis, sed apice ad 135° recurvatis. Folia cordata, margine grosse dentata. Semina parva, laete fusca, arillo haud magno.

Многолетние растения без ползучих побегов или с розетками листьев и ползучими побегами, со светло-фиолетовыми или почти белыми цветками, острыми чашелистиками и прямостоячими плодоножками, иногда, однако, изгибающимися на верхушке под углом до 135°. Листья сердцевидные, по краю крупнозубчатые. Семена мелкие, светло-бурые, с небольшим ариллусом.

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie.

Виды: *V. selkirkii* Pursh ex Goldie.

**Sect. 2. Estolonosae (Kupff.) Vl. Nikit. s. str., comb. et stat. nov.** — *Viola* grex *Estolonosae* Kupff. 1903, Österr. Bot. Zeitschr. 53, 8: 329, stat. indef., p.p. excl. sect. *Adnatae*; id. 1903, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 4, 3: 180—181, p.p. excl. sect. *Adnatae*, stat. indef.; id. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 217, p.p. pro subsect. — *Viola* grex *Adnatae* W. Beck. 1925, in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 21: 368, p.p., stat.

indef.; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 275, p.p., pro subsect. — *Viola* grex *Macrocerae* Juz. 1949, Фл. СССР, 15: 417, descr. ross.

Plantae perennes, stolonibus nullis, corollis intense rubello-violaceis, sepalis obtusiusculis, pedicellis fructiferis geniculatis et apice ad 180° recurvatis. Folia ovata et integerrima aut pinnatipartita. Semina ampla, rubello-fusca, arillo majusculo.

Многолетние растения без ползучих побегов. Венчик интенсивно красновато-фиолетового цвета, чашелистики туповатые. Плодоножки коленчато изогнуты по длине и загнуты на верхушке под углом до 180°. Листья яйцевидные и цельнокрайные или перистораздельные. Семена крупные, красновато-бурые, с довольно крупным ариллусом.

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola purpurea* Stev. (= *V. somchetica* Koch).

Виды: *V. somchetica* Koch, *V. jooi* Janka.

Sect. 3. *Plagiostigma* Godr. 1857, Fl. Lorraine, ed. 2, 1: 90; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 402; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 275, pro subsect. cum auct. (Godr.) Kupff. — *Viola* grex *Stolonosae* Kupff. 1903, Österr. Bot. Zeitschr. 53, 8: 329; id. 1903, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 4, 3: 178—179, stat. indef.; id. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 217, pro subsect.

Многолетние растения с ползучими олиственными побегами без четко выраженных листовых розеток, со светло-лиловыми цветками, туповатыми чашелистиками и прямостоячими плодоножками. Листья почковидные или почковидно-сердцевидные, по краю городчатые. Семена мелкие, серовато-черные со стальным отливом, с небольшим ариллусом.

Тип: *Viola palustris* L.

Виды: *V. epipsila* Ledeb., *V. epipsiloides* A. et D. Löve, *V.* × *hyperborea* (Ledeb). Vl. Nikit., *V. palustris* L., *V.* × *ruprechtiana* Borb.

### Supersect. 3. Dischidium (Ging.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov., s.l.

*Viola* sect. *Chamaemelanium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28, s. str.; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 291, s. str.; Clausen, 1929, Ann. Bot. (London), 43: 751. — *Viola* sect. *Dischidium* Ging. 1823, l.c.: 28, s. str.; id. 1824, l.c.: 300, s. str. — *Viola* grex *Dischidieae* Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 452, stat. indef.

Многолетние растения с желтым, реже белым венчиком, Верхние лепестки иногда могут быть фиолетовыми или коричневыми. Столбик обратноконусовидно утолщенный, начиная от середины и до верхушки двухлопастный или кверху плавно головчато утолщающийся, слегка двухлопастный лишь на самой верхушке. Маленькое округлое отверстие рыльца расположено между лопастями — сбоку в средней части столбика или спереди и сбоку на продолговато-шаровидном расширении столбика. Ариллус располагается на семени лишь вдоль брюшного шва со стороны микропиле. Основное число хромосом x = 6.

Тип: *Viola biflora* L.

Примечание. К этой надсекции мы относим секцию *Dischidium* Ging. и не представленную на территории нашей флоры секцию *Chamaemelanium* Ging.

Sect. 1. *Dischidium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 300; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 276. — *Viola* subgen. *Dischidium* (Ging.) Peterm. 1846, Deutschl. Fl.: 65; Юз. 1949, Фл. СССР, 15: 441, sine auct. comb.

Столбик обратноконусовидно утолщенный, начиная от середины и до верхушки двухлопастный. Маленькое округлое отверстие рыльца расположено в средней части столбика, сбоку между лопастями. Цветки желтые, редко фиолетовые. Растения с олиственным стеблем и розеткой прикорневых листьев.

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola biflora* L.

Виды: *V. biflora* L., *V. caucasica* Kolenati ex Rupr., *V. microceras* Rupr.

1846, Deutschl. Fl.: 65, cum auct. epith. DC.; Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 221, sine auct. comb.; Клок. 1949, Фл. СССР, 15: 452, cum auct. epith. Kupff. — *Viola* sect. *Melanium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 301; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 452; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 276. — *Jon* Medik. 1787, Malvenfam.: 102. — *Mnemion* Spach, 1836, Hist. Nat. Veg. 5: 510. — *Grammeionium* Reichenb. 1837, Handb. Nat. Pfl.-Syst.: 269.

Многолетние, 1—3-летние (в том числе и эфемерные) растения с перисто- или пальчато-раздельными прилистниками и направленными вверх боковыми лепестками (лишь в секции *Pseudonovercula* боковые лепестки направлены вниз, а прилистники глубоко надрезанно-зубчатые). В листовых пластинках и черешках всех изученных видов подрода отсутствуют колленхима и склеренхима. В стеблях и цветоножках колленхима слабо выражена, а склеренхима в отличие от подрода *Viola* расположена не вокруг пучков, а между пучками. Столбик на верхушке внезапно шарообразно утолщен. Клейстогамных цветков нет. Пыльцевые зерна 40—65 мкм в диам., (3) 4—6-бороздные, спородерма перфорированная, незернистая. На поверхности коробочки у многих видов отмечено наличие микрокристаллов воска.

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola tricolor* L.

Sect. 1. *Pseudonovercula* Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 222; Клок. 1949, Фл. СССР, 15: 456. — *Viola* grex *Cornutae* W. Beck. 1910, Beih. Bot. Centralbl. 26, 2: 331, p.p., stat. indef.; id. 1925, in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 21: 372, stat, indef.

Многолетние растения с хорошо развитыми, неукороченными стеблями. Корневище тонкое и короткое, восходящее, ветвящееся. Листовые пластинки в основании округленные или неглубокосердцевидные. Прилистники по краю глубокопильчато надрезанно-зубчатые; листовидные. Цветки фиолетовые. Боковые лепестки направлены вниз.

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola cornuta* L.

Виды: *V. orthoceras* Ledeb.

Sect. 2. *Caudicaules* (Kupff.) Klok. 1949, Фл. СССР, 15: 476. — *Viola* grex *Caudicaules* Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 240.

Многолетние горные растения с укороченными стеблями и длинными ползучими корневищами. Листовые пластинки в основании округленные или клиновидные. Прилистники перистораздельные или изредка и не все на растении — цельные, листоподобные (на черешках). Цветки желтые и фиолетовые. Боковые лепестки направлены в стороны и вверх.

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola altaica* Ker-Gawl., p.p. (= *V. oreades* Bieb.).

Виды: *V. minuta* Bieb. subsp. *minuta*, *V. minuta* subsp. *dagestanica* (Rupr.) Vl. Nikit., *V. minuta* subsp. *meyeriana* (Rupr.) Vl. Nikit.; *V. oreades* Bieb.

Sect. 3. *Melanium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 301; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 452; Valentine et al. 1968, Fl. Europ. 2: 276. — *Viola* sect. *Novercula* Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9: 225, p.p., excl. gr. *Caudicaules* Kupff.; Клок. 1949, Фл. СССР, 15 : 457.

1—2-летние или многолетние растения с хорошо развитыми, неукороченными стеблями. Ползучие корневища обычно отсутствуют. Листовые пластинки верхних и средних листьев в основании клиновидные, а у нижних они могут быть более или менее округленными. Прилистники перисто- или пальчато-раздельные или перистолопастные. Цветки желтые, синеватые, фиолетовые, беловатые или пестрые (разноцветные). Боковые лепестки направлены вверх.

Лектотип (Никитин, 1996): *Viola tricolor* L.

**Subsect. 1. Melanium (Ging.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov.** — *Viola* sect. *Melanium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28, s. lat.; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 301, s. lat.

Plantae perennes vel 1—3-annuae, nec ephemerae. Corolla cum limbo plano, plerumque major.

Многолетние, 1—3-летние, но не эфемерные растения. Венчик с плоским отгибом, обычно крупный.

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola tricolor* L.

**Ser. 1. Dacicae Vl. Nikit. ser. nov.**

Plantae perennes montano-pratenses cum stipulis in lobos breves et latos pinnatilobatis. Flores violacei, 2—3 cm lg.

Многолетние горно-луговые растения. Прилистники перистолопастные, их доли короткие и широкие. Цветки фиолетовые, 2—3 см дл.

Тип: *Viola dacica* Borb.

Виды: *V. dacica* Borb.

**Ser. 2. Declinatae Klok. 1949, Фл. СССР, 15 : 457, descr. ross.**

Plantae perennes montano-pratenses, stipulis in lobos subaequales anguste lanceolatos palmatipartitis, floribus violaceis, magnis 2.0—3.5 cm longis.

Многолетние растения горных лугов. Прилистники пальчато-раздельные на почти равные доли. Цветки фиолетовые, крупные, 2.0—3.5 см дл.

Тип: *Viola declinata* Waldst. et Kit.

Виды: *V. declinata* Waldst. et Kit.

**Ser. 3. Melanium (Ging.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov.** — *Viola* sect. *Melanium* Ging. 1823, Mem. Viol.: 28, s. lat.; id. 1824, in DC. Prodr. 1: 301, s. lat.

Plantae annuae-triennes vel perennes cum stipulis in lobos angustos pinnatipartitis et corollis magnis 1.6—3.0 cm longis.

1—3-летние или многолетние растения. Прилистники перисторассеченные на узкие доли. Венчик крупный 1.6—3.0 см. дл.

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola tricolor* L.

Виды: *V. tricolor* L., *V.* × *wilhelmii* Vl. Nikit., *V. saxatilis* F. W. Schmidt, *V. matutina* Klok., *V.* × *contempta* Jord., *V.* × *wittrockiana* Gams ex Hegi.

Ser. 4. Curtisianae (E. Drabble) Klok. 1949, Фл. СССР, 15 : 460, pro ser. «Curtisiae». — *Viola* sect. *Curtisieae* E. Drabble, 1909, Journ. Bot. (London) Suppl. 47 : 13. — *Viola* ser. *Lutea-Curtisii* E. Drabble, 1927, Journ. Bot. (London), 65 : 213, p.p.; id. 1929, Journ. Bot. (London) Suppl. 67: 71, pro gregis, p.p.

Многолетние растения, встречающиеся лишь на приморских песках. Корневища тонкие, ветвящиеся, восходящие, засыпаемые песком. Цветки желтые, сине-фиолетовые или пестрые (желто-фиолетовые).

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola curtisii* E. Forst.

Виды: *V. sabulosa* (DC.) Boreau.

**Ser. 5. Hymettianae Klok. 1949, Фл. СССР, 15 : 469, descr. ross.**

Plantae annuae vel ephemerae, floribus 1.0—1.5 cm longis limbo corollae plano. Flores flavi, cyaneo-violacei vel variegati (cyaneo-flavi).

Однолетние, вплоть до эфемерных, растения с цветками 1.0—1.5 см дл. и плоским отгибом венчика. Цветки желтые, сине-фиолетовые или пестрые (желто-синие).

Тип: *Viola hymettia* Boiss. et Heldr.

Виды: *V. hymettia* Boiss. et Heldr.

**Ser. 6. Ebracteatae (Kupff.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov., s. ang.** — *Viola* subsect. *Ebracteatae* Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9 : 225, p.p., cum. auct. Boiss. — *Viola* *** *Pedicelli ebracteati* Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 467, nom. illeg.

Plantae ephemerae cum corollis parvis sed limbis nihilminus planis. Pedunculi ebracteolati. Appendiculae sepalorum relative minusculae.

Эфемерные растения с крохотным венчиком, отгиб которого тем не менее плоский. Цветоножки без прицветничков. Придатки чашелистиков относительно некрупные.

Лектотип (Никитин, h.l.): *Viola modesta* Fenzl.

Виды *V. modesta* Fenzl.

**Subsect. 2. Infudibulares Vl. Nikit. subsect. nov.**

Plantae annuae, biennes vel ephemerae nec perennes, corollis haud magnis infudibularibus.

1—2-летние или эфемерные, но не многолетние растения с небольшим воронковидным венчиком.

Тип: *Viola kitaibeliana* Schult.

**Ser. 1. Subpubescens Vl. Nikit. ser. nov.**

Plantae annuae, relative haud dense pubescentes, pilis brevibus rectis vel vix curvatis. Pedicelli bracteolati.

Однолетние растения, относительно негусто опушенные короткими прямыми или слегка изогнутыми волосками. Цветоножки с прицветничками.

Тип: *Viola kitaibeliana* Schult.

Виды: *V. arvensis* A. J. Murray, *V. kitaibeliana* Schult.

**Ser. 2. Tomentosae Vl. Nikit. ser. nov.** — *Viola* ser. *Parvulae* Klok. 1949, Фл. СССР, 15 : 473, descr. ross.

Plantae ephemerae dense pubescentes, pilis longis undatis. Pedicelli bracteolati.

Эфемерные растения, густо опушенные длинными волнистыми волосками. Цветоножки с прицветничками.

Тип: *Viola parvula* Tineo.

Виды: *V. parvula* Tineo.

**Ser. 3. Occultae Vl. Nikit. ser. nov.** — *Viola* subsect. *Ebracteolatae* Kupff. 1909, в Кузн. и др., Мат. Фл. Кавк. 3, 9 : 225, p.p., cum auct. Boiss. — *Viola* *** *Pedicelli ebracteati* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 467, nom. illeg.

Plantae annuae ephemeraeve corollis minimis infudibularibus. Bracteolae pedicellorum appendiculis sepalorum maximis clausae vel omnino nullae.

Однолетние или эфемерные растения с очень маленьким воронковидным венчиком. Прицветнички закрыты необычайно крупными придатками чашелистиков или совершенно отсутствуют.

Тип: *Viola occulta* Lehm.

Виды: *V. occulta* Lehm.

Автор благодарен И. А. Грудзинской за всестороннюю помощь и поддержку при выполнении этой работы и подготовке рукописи.

Работа субсидирована Российской академией наук, Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 96-04-49677) и Международным научным фондом Дж. Сороса (International Scientific Foundation).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Никитин В. В.* Сем. 62. Семейство *Violaceae* Batsch — Фиалковые // Флора Восточной Европы (Флора европейской части СССР) / Под ред. Н. Н. Цвелева. СПб., 1996. Т. 9. С. 180—206.

*Becker W. Violae* Europaeae. ... Dresden, 1910. 153 S.

*Becker W. Viola* L. // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 3 / A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1925. Bd 21. S. 363—377.

*Boissier E.* Flora orientalis. Baseliae; Genevae, 1867. Vol. 1. 1017 p.

*Bold H., Gershoy A.* Studies in North American Violets. IV. Chromosome relations and fertility in diploid and tetraploid species hybrids // Bull. Univ. Vermont Agric. Coll. 1934. N 378. P. 1—35.

*Borbas V.* X. Ordnung Violarien // Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. Aufl. 3 / W. D. J. Koch. Leipzig, 1890. Bd1. Lief. 2. S. 161—226.

*Clausen J.* Chromosome number and relationship of some North American Species of *Viola* // Ann. Bot. (London). 1929. Vol. 43. N 172. P. 741—764.

*Clausen J.* Stages in the evolution of plant species. Ithaca, 1951.

*Dodd J. D., Gershoy A.* Experiments in the grafting of species in the genus *Viola* // Bull. Torrey Bot. Club. 1943. Vol. 70. N 2. P. 91—103.

*Gershoy A.* Studies in North American violets III. Chromosome numbers and species characters // Bull. Univ. Vermont Agric. Coll. 1934. N 367. P. 1—91.

*Hutchinson J.* The genera of the flowering plants. (Angiospermae). Dicotyledons. Oxford, 1967. 659 p.

*Laurence G.* Taxonomy of vascular plants. New York, 1951. 823 p.

*Nieuwland J. A., Kaczmarek R. M.* Studies in *Viola*. I. Proposed segregates of *Viola* // Amer. Midl. Nat. 1914. Vol. 3. P. 207—217.

*Percival M. S.* Types of nectar in angiosperms // New Phytol. 1961. Vol. 60. N 3. P. 235—281.

*Roper I.* A new form of wood violet // Journ. Bot. (London). 1922. Vol.60. P. 55.

*Spare B. Violaceae* // Catalogo e Estatistica dos Generos Botanicos Fanerogamicos. N 15 / J. Angely. Parana, 1956. — [2] p.

*Valentine D. H.* Variation and evolution in the genus *Viola* // Preslia. 1962. Vol. 34. N 1-2. P. 190—206.

*Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants. 8th ed. Cambridge, 1973. 1245 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 1997

## SUMMARY

Systematics of East European and Caucasian violets and pansies have been studied by the author for many years. Results of these investigations are summarized in the present paper. The system of the genus is substantiated. New superspecific taxa are described, and their typification is given.

---

УДК 582.918.3 (470.57)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 3

© М. С. Князев

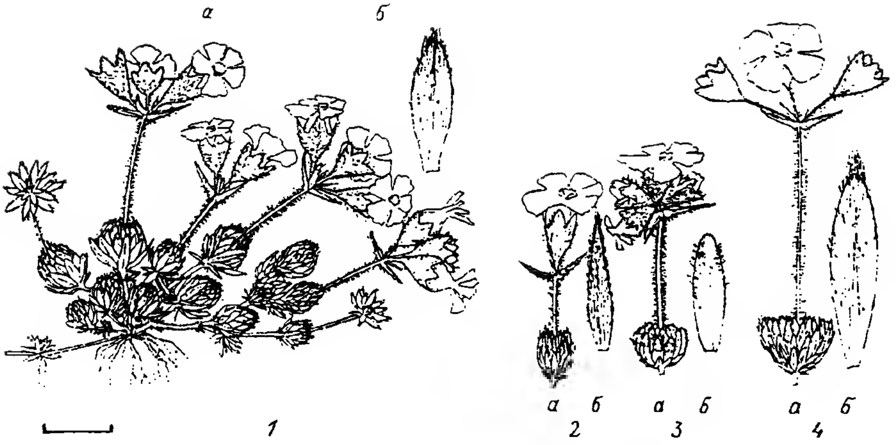
## НОВЫЙ ВИД *ANDROSACE* (*PRIMULACEAE*) ИЗ БАШКИРИИ

M. S. KNJASEV. A NEW SPECIES OF TNE GENUS *ANDROSACE* (*PRIMULACEA*) FROM BASHKIRIA

Описан новый для науки вид проломника из родства *Androsace villosa* s.l. Приведены краткие данные о распространении вида.

**Androsace kuczerovii Knjasev sp. nov.** — проломник Кучерова (см. рисунок, *1*).

Planta perennis, prostrata, sat dense caespitosa, fere pulvinata, plus minusve dense cinerascenti-sericeo-pilosa, caudiculis (ramulis decumbentibus) brevibus vel sat elongatis, castaneis, nitentibus, ramosis; caudiculi juveniles raro pilosi, rubiginosi sat nitentes, stricti apice rosulares; rosulae steriles hypocrateriformes vel semiglobosae, 5—9 mm diam., folia lineari-lanceolata; rosulae fertiles (annotinae) globosae, inter se approximatae, 3—6 mm diam., folia anni praecedentis persistentia (arescentia) griseolo-glandacea subtus nervo prominente notata, utrinque subglabra sursum appressa (rosulam ab inferiore vestientia), novella elliptica vel elongata, 4—6 mm lg., 0.8—1.5 mm lt., subtus a basi pilis longis sericeis sat appressis tecta, apice barbulata, supra interdum subglabra; scapi solitarii, 2—25 (pro norma 10—20) mm lg., (1) 2—4-flori, pilis squarrosis mixtis tecti interdum sat floccoso-tomentosi; bracteae in numero 2—3, 2.5—5.0 mm longae lanceolatae vel lineari-lanceolatae, pedicello plerumque duplo longiores, appresse sericeo-pilosae, bracteolae 2 mm longae; calyx sublanatus pilosus ad trientem vel fere ad medium in dentes triangulari-ovatos, fissus; corolla 5—8 mm diam., fauce brevicoronata, expansa alba ochro-leuca, fauce olivacea, dein roseo-purpurea, post anthesin persistens fuscescens,



*Androsace kuczerovii* (*1*), *A. dasyphylla* (2), *A. villosa* (*3*), *A. sericea* (*4*).

*а* — общий вид растения (генеративных побегов), *б* — лист генеративного побега. Масштабная линейка — 1 см.

lobis obovatis margine crenulatis; capsula late ovalis, 3.0—3.5 mm lg.; calyci aequilonga vel paulo sublongior; semina pauca, minute tuberculosa, badia, ovalia 1 mm lg. Fl. 2/2 V—1/2 VI.

Typus: Baschkiria, jugum Irendyk, 1 km ad occidentem a pago Kuseevo, h 717 m. 13 VI 1961, N. Romachina (holotypus — LE, isotypus — SVER).

Affinitas. *Androsace kuczerovii* habitu *A. villosam* L. s. str. in mentem revocat (caespitibus pulvinatis, scapis brevibus) a qua tamen pedicellis longioribus (1.5—2.0 mm, nec 0.5—1.0 mm lg.), foliis acutis, apice barbulatis (nec obtusis, brevipilosis) bene differt (fig., *3*) et cum speciebus ex Asia Media et Sibiria (imprimis *A. dasyphylla* Bunge) simulitudinem exhibet. A proxima *A. dasyphylla* scapis plerumque 3-floris (nec 1—2-floris) necnon rosulis globosis (nec plerumque ovalibus) bene differt (fig., *2*). Ab *A. incana* Lam. (fig., *4*) et *A. sericea* Ovcz. quibus similis est scapis brevioribus (ad 2.5 cm nec 3—5 cm), pedicellis brevioribus (1.5—2.0 mm nec 3—7 mm lg.) optime distinguitur; ab *A. incana* insuper floribus minoribus, foliis brevioribus (et congruenter rosulis minoribus), ab *A. sericea* floribus roseo-purpureis (nec albis fauce ochro-leucis) differt.

Species in honorem professoris E. V. Kuczerovii florae Baschkiriae investigatoris peritissimi denominata est.

Многолетнее ползучее, шелковисто опушенное растение, образующее плотные, почти подушковидные куртины; каудикулы (стелющиеся веточки) короткие или довольно вытянутые, каштановые, лоснящиеся, разветвленные; молодые каудикулы редковолосистые, красновато-ржавые, лоснящиеся, торчащие, оканчивающиеся розетками; стерильные розетки (молодые, текущего года развития) блюдцевидные или полушаровидные, 5—9 мм в диам., с ланцетными, линейно-ланцетными листьями; плодущие розетки (2-го года развития) шаровидные, сближенные друг с другом, 3—6 мм в диам., с сохраняющимися (сухими) серовато-коричневыми, с хорошо выраженной с нижней стороны жилкой, почти голыми с обеих сторон, прижатыми кверху (одевающими снизу розетку) прошлогодними листьями; молодые листья ланцетные, эллиптические или продолговатые, 4—6 мм дл., 0.8—1.5 мм шир., по нижней стороне почти до основания и по краю длинноприжато- или полуприжато-шелковисто опушенные, на верхушке с кисточкой более длинных волосков, сверху почти голые. Стрелки одиночные, 2—25 (обычно 10—20) мм дл., (1) 2—4-цветковые, опушенные извилистыми спутанными волосками, иногда почти клочковато войлочные; прицветники в числе 2—3, 2.5—5.0 мм дл., ланцетные или линейно-ланцетные, большей частью вдвое превышают цветоножки, прижато-шелковисто опушенные; прицветнички линейные, 2 мм дл. Чашечка 3.0—3.5 мм дл., почти шерстисто опушенная, до трети или почти до середины рассечена на треугольно-яйцевидные зубцы; венчик 5—8 мм в диам., в зеве короткокорончатый, сразу после распускания белый,[1] в зеве оливковый, позднее розово-пурпурный, после отцветания сохраняющийся, буреющий; доли венчинка обратнояйцевидные, несколько городчатые по внешнему краю; коробочка широкоовальная, 3.0—3.5 мм дл., примерно равна или немного длиннее чашечки; семена малочисленные, мельчайшебугорчатые, темно-коричневые, овальные, 1 мм дл. Цв. 2/2 V—1/2 VI.

Тип: Башкирия, хр. Ирендык, в 1 км к западу от с. Кузеево, высота 717 м над ур. м., 13 VI 1961, Н. Ромашина (holo — LE, iso — SVER).

Габитуально (плотными куртинами мелких шаровидных розеток, короткими цветоносами) публикуемый вид напоминает *Androsace villosa* L. s. str., но сходство с этим европейским видом лишь поверхностное. У *A. kuczerovii* более длинные цветоножки — 1.5—2.0 мм (у *A. villosa* цветки почти сидячие, на цветоножках 0.5—1.0 мм дл.); еще более резко он отличается острыми на верхушке листьями, снабженными кисточкой более длинных волосков (а не тупыми и по верхушке короткореснитчатыми) (см. рисунок, *3а, б*). *A. kuczerovii* проявляет несомненное сходство с некоторыми среднеазиатскими и сибирскими видами, прежде всего с *A. dasyphylla* Bunge, но в отличие от последнего имеет большей частью 3-цветковые (а не 1—2-цветковые) стрелки и шаровидные (а не овальные) генеративные розетки (см. рисунок, *2а, б*). От *A. incana* Lam. и *A. sericea* Ovcz. уральский вид прежде всего отличается более короткими цветоносами (не выше 2.5 см, а не 3—5 см) и более короткими цветоножками (1.5—2.0 мм, а не 3—7 мм дл.); кроме того, от *A. incana* (см. рисунок, *4а, б*) — более короткими листьями (и соответственно более мелкими розетками), а от *A. sericea* — пурпурными, а не оливковыми в зеве венчиками.

Вид назван в честь знатока башкирской флоры профессора Евгения Васильевича Кучерова.

Paratypi. Башкирская АССР, Абзелиловский р-н, восточные предгорья хребта Ирендык, хребтик к западу от сел. Махмутово и Абдулмамбетово, 8 IX 1983. О. И. Китаева, М. С Князев; там же, 30 VI 1997, М. С. Князев (LE, SVER).

По всей видимости, к этому же виду относится также указание А. А. Бунге на основании гербарных материалов А. Лемана (Bunge, 1851) о произрастании *A. villosa* L. s.l. на Ильменском хребте (гербарных образцов мы не видели). Нам представляется маловероятным, что этот кальцефильный вид был найден собственно на Ильменском хребте, где известняковые или мраморные обнажения крайне малочисленны и незначительны по объему (и где последующими исследователями *A. villosa* не отмечался). Более вероятно, что это указание относится к южным окрестностям г. Миасса, где встречаются массивные известняковые обнажения с хорошо сохранившейся петрофитной растительностью. Однако наши специальные поиски в этом районе также не дали результата. Не удалось повторно обнаружить *A. kuczerovii* и в классическом местонахождении близ с. Кусеево. Лишь местонахождение к западу от сел. Махмутово и Абдулмамбетово посещалось нами неоднократно после его обнаружения в 1983 г. Последняя популяция располагается преимущественно по западному макросклону хребтика в полосе протяженностью около 5 км и шириной 50—100 м. Растения концентрируются на локальных выходах известняка, лишь около 10 % популяции очень разреженно встречается по гребню на других горных породах, преимущественно на туфах базальтового и андезитового состава. Специальные поиски проломника на восточном макросклоне этого хребта, а также на соседних горах показали отсутствие здесь описываемого вида (в том числе и на выходах известняка).

---

[1] Особенности окраски венчика и ее изменение с возрастом цветка установлены на растениях в культуре (Ботанический сад УрО РАН), интродуцированных из местонахождения к западу от с. Абдулмамбетово.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Bunge A.* Beitrag zur Kentniss der Flor Russlands und Steppen Central-Asiens. Erste Abteilung Alexandri Lehmani relique botanicae... annis 1839—1842 peracto collectarum // Memoires presentes a l'Academie imp. des sciences de St.Petersbourg par divers savants. 1851. Vol. 7. P. 181—535.

Ботанический сад УрО РАН
при Институте леса УрО РАН
Екатеринбург

Получено 25 IX 1997

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (-925.17)

© Е. А. Чубарь

## НАХОДКА *MATTEUCCIA ORIENTALIS* (*ONOCLEACEAE*) В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ И НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

E. A. TCSUBAR. A RECORD OF *MATTEUCCIA ORIENTALIS* (*ONOCLEACEAE*) IN SOUTHERN PRIMORYE AND THE NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE ISLANDS OF THE FAR EAST MARINE RESERVATION

Приведены сведения о находке в Приморье нового вида страусника, а также дополнеиие к флоре островов Дальневосточного морского заповедника.

Летом 1996 г. на о-ве Большой Пелис, расположенном в зал. Петра Великого (Японское море), автором был обнаружен новый для флоры Приморья вид страусника *Matteuccia orientalis* (Hook.) Trev., отмечавшийся для России ранее лишь на островах Монерон и Кунашир (Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Воробьев и др., 1974; Цвелев, 1991). Участок леса со страусником занимает площадь около 50 м$^2$ в северной части острова при подъеме от озера на седловину между двумя главными вершинами. Группировка папоротника содержит 15 взрослых растений, отстоящих друг от друга на 7—8 м. Розетки страусника состоят из 4—5 листьев-вай (125 см дл. и 55 см шир.) и 2—3 внутренних спороносных листьев (до 35 см выс.). Корневище косое короткое, 4.0—5.5 см в диам. Жизненное состояние страусника хорошее. Проростков и молодых вегетативных растений пока не обнаружено. В июне в розетках сохранялись отмирающие прошлогодние вегетативные и спороносные листья.

Приводим краткое описание фитоценоза с группировкой страусника восточного. Это полидоминантный широколиственный лес, основной состав древостоя в котором образуют *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Tilia amurensis* Rupr., *Acer mono* Maxim., *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. Второй ярус сложен *Fraxinus rhynchophylla* Hance, *Acer preudosieboldianum* (Pax) Kom., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom., *C. maximowiczii* (Rupr.) Kom. Третий ярус разреженный, в нем преобладает *Carpinus cordata* Blume, изредка встречаются *Micromeles alnifolia* (Siebold et Zucc.) Koehne (*Sorbus alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch) и *Syringa amurensis* Rupr. В подлеске — *Lonicera chrysantha* Turcz., *L. ruprechtiana* Regel, *Euonymus sacrosancta* Koidz., *E. maximowicziana* Prokn., *Viburnum sargentii* Koehne, *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., приуроченные преимущественно к окнам в древесном ярусе. Травяной покров хорошо развитый, многоярусный, разнотравно-папоротниковый с осоками *Carex campylorhina* V. Krecz. и *C. siderosticta* Hance. Растения страусника восточного почти не выделяются среди фоновых папоротникообразных: *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *D. goeringiana* (G. Kunze) Koidz., *Athyrium sinense* Rupr., *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa.

Происхождение *Matteuccia orientalis* в Приморье пока представляет собой загадку. Наиболее вероятен все-таки автохтонный характер местной популяции. В пользу данного предположения можно высказать ряд соображений. Во-первых, флора малых островов зал. Петра Великого очень слабо изучена, острова посещались ботаниками эпизодически и преимущественно в летнее время. Островные популяции растений часто представлены небольшим числом особей, вероятность их нахождения чрезвычайно мала. Во-вторых, для островных травянистых растений с подземными запасающими и зимующими органами в большей степени, чем для их материковых родственников, свойственно переживать неблагоприятные эколого-ценотические условия в подземном состоянии. Наиболее часто в состояние вторичного покоя впадают здесь виды малочисленные и находящиеся в южном Приморье на северной границе ареала.

Обнаружены также следующие новые для флоры островов Дальневосточного морского заповедника виды сосудистых растений.

*Carex forficula* Franch. et Savat. (*Cyperaceae*). О-в Большой Пелис, северная часть, кленово-липовый лес, по западинам в истоках ключа, 28 VI 1996.[1]

*Galium trifidum* L. (*Rubiaceae*). О-в Стенина, заболоченный тростниково-вейниковый луг, 18 VIII 1996; о-в Большой Пелис, северная часть, тростниковый луг у озера, 25 VIII 1997.

*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (*Athyriaceae*). О-в Большой Пелис, северная часть, полидоминантный широколиственный лес, 20 VI 1996.

*Muhlenbergia huegelii* Trin. (*Poaceae*). О-в Стенина, северное побережье, склон морской террасы, опушка порослевого кленово-липового леса, 18 VIII 1996; о-в Большой Пелис, северная часть, склон морской террасы, порослевый широколиственный лес у кордона охраны, 22 VIII 1996.

*Myriophyllum spicatum* L. (*Haloragaceae*). О-в Большой Пелис, перешеек, в старых засолочных бетонных чанах,[2] 12 VIII 1996, 27 VII 1997.

*Phragmites japonicus* Steud. (*Poaceae*). О-в Большой Пелис, западное побережье, по оврагам в приустьевой части ручьев, 17 VIII 1996; о-в Стенина, северное побережье, в сырых оврагах, 18 VIII 1996; о-в Матвеева, южное побережье, в прибрежной полосе в местах выхода грунтовых вод, 27 VII 1997.

*Pilea mongolica* Wedd. (*Urticaceae*). О-в Гильдебрандта, кленово-липовый лес с грабом и тисом, в колонии серых цапель, 16 VIII 1996; о-в Матвеева, кленово-липовый лес, на каменистых склонах, 20 VIII 1996; о-в Фуругельма, окрестности бухты Северной, на береговых откосах по ключу, 22 VIII 1997.

*Ruppia maritima* L. (*Ruppiaceae*). Мыс Островок Фальшивый, в протоке в среднем горизонте литорали, 15 IX 1987, А. А. Кепель; там же, 11 X 1987, А. А. Кепель.

*Viola amurica* W. Beck. (*Violaceae*). О-в Стенина, заболоченный тростниково-вейниковый луг, сфагновое болото, 7 VI 1996, 19 VIII 1996.

*Zostera japonica* Aschers. et Graebn. (*Zosteraceae*). Мыс Островок Фальшивый, в устье протоки на каменистой литорали (средний и нижний горизонты), 12 VIII 1987, 15 IX 1987, А. А. Кепель; там же, в выбросах в устье протоки, 16 VIII 1996, А. А. Кепель.

Растения определены в научной лаборатории заповедника, сверены в Дальневосточном региональном гербарии (VLA, г. Владивосток). Часть растений передана в фонды VLA, дубликаты — в LE.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н.* и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 372 с.

*Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М., 1966. 477 с.

---

[1] Все растения (за исключением видов *Ruppia* и *Zostera*) собраны автором.

[2] Бетонные чаны представляют собой емкости, предназначенные для засолки рыбы. Их размеры: по периметру 3 × 4 м, в глубину 1.5 м, края выступают над поверхностью земли на 30 см. В настоящее время чаны заполнены дождевой водой и заросли зелеными водорослями, ряской, водяными звездочками, урутью.

*Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

*Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

*Цвелев Н. Н.* Оноклеевые — *Onocleaceae* Pichi Serm. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. С. 59—63.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 12 XI 1996

# ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 581.5

## ЕКАТЕРИНА ИВАНОВНА РАЧКОВСКАЯ

### (к 70-летию со дня рождения)

E. A. VOLKOVA, Z. V. KARAMYSHEVA, N. P. LITVINOVA. EKATERINA IVANOVNA RACHKOVSKAYA (ON THE OCCASION OF HER 70th BIRTHDAY)

17 сентября 1997 г. исполнилось 70 лет со дня рождения известного геоботаника, специалиста в области изучения растительности аридных регионов, доктора биологических наук Екатерины Ивановны Рачковской.

Е. И. — один из лучших знатоков растительного покрова степей и пустынь Азии. Ее экспедиционные маршруты охватили огромную территорию внутренней части Евразиатского континента: Казахстан, Среднюю Азию, Монголию, Китай. Научные интересы Е. И. многогранны — это биология пустынных растений, структура растительного покрова, картографирование и районирование растительности, ареалогия, ботаническая география, экология и др.

Свои первые полевые исследования Е. И. провела еще студенткой Ленинградского государственного университета в составе «Чайной» экспедиции в Закарпатье под руководством В. Б. Сочавы. Результатом этих исследований была дипломная работа на тему «Дубравы Закарпатья». В 1950 г. Е. И. была принята в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР и сразу же активно включилась в работу экспедиции Совета по изучению производительных сил АН СССР по Каракумскому каналу, руководимой Л. Е. Родиным. Эта работа была успешно завершена защитой кандидатской диссертации на тему «Биология пустынных полукустарничков» (1953).

В 1954 г. начинается освоение целинных и залежных земель Северного Казахстана. Е. И. вошла в состав геоботанического отряда Особой комплексной экспедиции СОПС АН СССР и совместно с И. В. Борисовой провела маршрутные исследования в Североказахстанской и Кустанайской областях с целью создания карты растительности, а затем и природного районирования. Результатом этой работы стали изданная совместно с Т. И. Исаченко монография «Основные зональные типы степей Северного Казахстана» (1961), а также «Карта растительности Северного Казахстана» масштаба 1:1 500 000 (1960), составленная коллективом геоботаников БИН АН СССР под редакцией Е. М. Лавренко. Кроме этого, были составлены крупномасштабные карты ключевых участков в разных подзонах степей (6 карт). Все эти материалы очень ценны для науки, так как геоботаники последними посетили сохранившиеся целинные участки казахстанских степей.

Е. И. также принимала активное участие в коллективной работе «Природное районирование Северного Казахстана», представляющей собой серьезную научную основу для разработки мероприятий по дальнейшему рациональному освоению и использованию земель Северного Казахстана.

С этого времени Казахстан становится основным районом исследований Е. И., и именно здесь она начала свою деятельность в области геоботанического картографирования.

Не завершив полностью обработку и публикацию материалов североказахстанской экспедиции, Е. И. включилась в работу Биокомплексной экспедиции в Центральном Казахстане, организованной по инициативе акад. Е. М. Лавренко, акад. Б. А. Быкова, проф. А. А. Юнатова и проф. Л. В. Арнольди. Работы осуществлялись на трех стационарах, где проводились биокомплексные исследования основных ценозообразователей, изучались состав флоры и фауны, структура, биологическая продуктивность основных зональных типов степных и пустынных сообществ. Е. И. участвовала в работе и была начальником двух из этих стационаров — сухостепного Терсакканского и пустынно-степного Жанааркинского. Это был первый опыт комплексных исследований в нашей стране, в связи с чем требовались творческий подход, поиск и выработка новых методов. Сотрудники стационаров работали очень успешно, слаженно, целеустремленно и результативно, в чем была большая заслуга Е. И., здесь проявился ее организаторский дар. Результаты этих исследований опубликованы в монографии «Биокомплексные исследования в Казахстане» в 3 частях (1969—1976). Для 1-го тома этого издания Е. И. вместе с соавторами создана схема геоботанического районирования западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника, сделаны описания растительности двух зональных полос и двух стационаров. Для 2-го тома этого издания Е. И. написана фитоценотическая характеристика и составлены ареалы 6 основных эдификаторов; для 3-го — ареалы и место изучаемых сообществ в естественной классификационной схеме.

В еще большей степени проявился организаторский и исследовательский талант Е. И. при работах Восточно-Казахстанской картографической экспедиции БИН (1964—1966 и 1968 гг.), начальником которой она была. Маршруты проходили в восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника, тогда еще слабо изученной во флористическом и ботанико-географическом отношениях. Результатом этой экспедиции была написанная совместно с З. В. Карамышевой монография «Ботаническая география степной части Центрального Казахстана» (1973). В этой книге обсуждены важные теоретические проблемы ботанико-географического районирования: объем и содержание основных единиц районирования; геоботанические и флористические критерии выделения единиц; соотношение ботанико-географического и природного районирований и др.

Собранные материалы также послужили основой для составления «Карты растительности степной части Казахского мелкосопочника» масштаба 1:1 500 000 (1975). Эта карта была во многом новаторской и явилась одной из первых карт, где был разработан и использован структурно-динамический подход к отражению закономерностей растительного покрова.

С 1971 г. начинается новый этап в исследованиях Е. И. — работа в составе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР. Еще продолжается обработка казахстанских материалов, а в полевой период уже проводятся интенсивные маршрутные исследования в Монголии. Гобийские пустыни — интереснейший объект исследования. Е. И. посвятила более двух десятилетий изучению растительности этого региона. Круг научных проблем, над которыми работала Е. И. в Монголии, очень широк — это и классификация пустынной растительности, и взаимосвязь растительных сообществ с почвами и рельефом, картографирование и мн. др. Помимо маршрутных исследований большое внимание Е. И. уделяла комплексному детальному изучению пустынной растительности на стационаре Эхийн-Гол в Заалтайской Гоби, а также в Гобийском заповеднике, где ею были проведены круглогодичные исследования. Но, пожалуй, наибольшее внимание за все эти годы Е. И. уделяла проблемам ботанической географии гобийских пустынь, а затем и азиатских пустынь в целом. Ею проведено детальное зональное подразделение пустынной растительности, при этом впервые выделена подзона крайнеаридных пустынь, представленная в Заалтайской Гоби, а также за пределами Монголии (в Кашгарии, Бэйшане). Помимо широтной дифференциации Е. И. проанализировала и провинциальные особенности азиатских пустынь. Результаты этих интереснейших исследований отражены во многих статьях, монографии «Растительность гобийских пустынь Монголии» (1993), на «Карте растительности Монгольской Народной Республики» (1990), а также в докторской диссертации, успешно защищенной в 1989 г.

Последние годы работы в Монголии были посвящены еще одному очень важному направлению — экологической оценке состояния растительного покрова и экосистем в целом. Е. И. разработала методические рекомендации по оценке состояния пустынной растительности, а также принципы и методы картографирования антропогенных воздействий и степени нарушенности пустынных экосистем. Она была одним из создателей научной концепции «Карты экосистем Монголии» (Ecosystems of Mongolia, 1995).

Параллельно с исследованиями в Монголии начиная с 1976 г. Е. И. руководила сложнейшей в научном и организационном плане работой над созданием «Карты растительности Казахстана и Средней Азии» масштаба 1:2 500 000. Необходимо было выработать научную концепцию карты для региона с очень разнообразной и сложной по типологии растительностью. Другой проблемой оказалось создание и руководство огромным авторским коллективом (более 30 человек), в который вошли геоботаники БИН, а также многих институтов Казахстана и всех республик Средней Азии. Создание этой карты — крупное научное достижение геоботанического картографирования, в ней подводится итог многолетних исследований растительного покрова этого обширного региона и решается целый ряд сложнейших задач: отражение широтных закономерностей растительного покрова на равнинах и высотных в горах, связанных с изменениями количества осадков и термического режима; выявление долготных (региональных) различий, обусловленных изменением степени континентальности и наличием различных режимов увлажнения; показ сложной структуры растительного покрова с помощью территориальных единиц; выявление взаимосвязи в распределении растительного покрова и почв. Авторский макет карты был завершен в 1990 г., однако из-за финансовых затруднений издать карту удалось лишь в 1995 г. — в значительной степени благодаря неиссякаемой энергии Е. И. и постоянному поиску новых путей решения проблем.

В 1985 г. Е. И. переезжает в Алма-Ату, где становится сотрудником Института ботаники Казахской ССР. Отсюда она продолжает руководить работой по созданию «Карты растительности Казахстана и Средней Азии» и одновременно создает новую лабораторию геоботанического картографирования, привлекая молодых геоботаников и передавая им свой опыт в картографировании растительности. За небольшой промежуток времени Е. И. создала дружный коллектив, который проводит большую работу по картированию растительности Казахстана, при этом наряду с созданием инвентаризационных карт большое внимание уделяется составлению оценочных, прогнозных, рекомендательных карт, основанных на глубоких фундаментальных проработках. В настоящее время созданы карты растительности на территории многих заповедников и других охраняемых территорий Казахстана.

В последние годы Е. И. удалось расширить район своих путешествий. Она провела интереснейшие исследования в пустынях Китая (Кашгария, Джунгария, Алашаньская Гоби) и Израиля (пустыня Негев). Е. И. — великая женщина-путешественница, объехавшая огромные территории аридных стран и исследовавшая многие «белые пятна» карты мира. Ее всегда отличают научная честность, теоретическая прозорливость, стремление поделиться своими знаниями и опытом с молодежью, а ее огромная энергия и работоспособность завоевывают сердца коллег и учеников.

Всем нам, друзьям, коллегам и ученикам Е. И., невероятно повезло в том, что мы работали с нею, под ее руководством. Мы желаем дорогому юбиляру доброго здоровья, неиссякаемой энергии, новых путешествий и открытий.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. И. РАЧКОВСКОЙ

**1953**. Биология пустынных полукустарничков: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 21 с.

Изменение почв такыров под влиянием растений // Почвоведение. № 11. С. 26—42. (Совместно с Н. И. Базилевич, Л. Е. Родиным).

**1956**. Подземные части растительных сообществ такыров и пустынных полукустарничков юго-западной Туркмении // Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М.: Изд-во АН СССР. С. 298—328.

**1957**. К биологии пустынных полукустарничков // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 11. С. 5—87.

О лесостепи в северном Казахстане // Бот. журн. Т. 42. № 5. С. 677—690. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко).

Основные ботанико-географические закономерности растительного покрова Северного Казахстана // Изв. ВГО. Т. 89. Вып. 4. С. 308—321. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко).

**1960**. Карта растительности Северного Казахстана. М-б 1:1 500 000 // Природное районирование Северного Казахстана (Приложение). М.; Л.: Изд-во АН СССР. (Совместно с И. В. Борисовой, А. В. Калининой, З. В. Карамышевой, Т. И. Исаченко).

Опыт составления карты растительности Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 45. № 5. С. 703—706. (Совместно с И. В. Борисовой, А. В. Калининой, З. В. Карамышевой, Т. И. Исаченко).

Природное районирование Кустанайской области // Природное районирование Северного Казахстана. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 161—229. (Совместно с И. В. Борисовой, А. Г. Доскач, Ю. Г. Евстифеевым и др.).

Природное районирование Северо-Казахстанской области // Там же. С. 237—271. (Совместно с И. В. Борисовой, А. Г. Доскач, А. А. Ерохиной и др.).

**1961**. Опыт крупномасштабного геоботанического и биокомплексного картографирования // Матер. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение» (Алма-Ата, 1960). М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 56—62.

Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 13. С. 133—397. (Совместно с Т. И. Исаченко).

Пояснительный текст к карте растительности Северного Казахстана м-ба 1:1 500 000 // Пояснительный текст к картам геоморфологической, растительности и природного районирования Целинного края Северного Казахстана. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 23—34. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко, З. В. Карамышевой).

Список основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 13. С. 487—514. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко и др.).

Характеристика природных условий и растительности пустынно-степного стационара // Матер. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение» (Алма-Ата, 1960). М.; Л.; Изд-во АН СССР. С. 104—108.

**1962**. Опыт крупномасштабного геоботанического картографирования (на примере растительности юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочни-

ка) // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 54—63. (Совместно с З. В. Карамышевой).

**1963**. Некоторые закономерности в распределении растительности западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 48. № 10. С. 1457—1471. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 15. С 159—173.

**1964**. Опыт составления легенды к карте растительности в условиях пустынно-степной полосы Казахстана // Программа и тез. докл. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. Н. И. Кузнецова. Тарту. С. 81—83.

(Рец.) Е. Ф. Степанова. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1812—1819.

**1965**. Межвузовская конференция по геоботаническому районированию СССР // Бот. журн. Т. 50. № 7. С. 1038—1042. (Совместно с Т. И. Исаченко, З. В. Карамышевой).

Псаммофитные и гемипсаммофитные варианты степной растительности в среднем течении р. Сары-Су // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 17. С. 181—199. (Совместно с Н. П. Гуричевой).

**1966**. Межвузовская конференция по геоботаническому районированию СССР // Геоботаническое картографирование 1966. М.; Л.: Наука. С. 65—70. (Совместно с Т. И. Исаченко, З. В. Карамышевой).

О ботанико-географическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 51. № 10. С. 1412—1423. (Совместно с З. В. Карамышевой).

**1967**. Изучение географии и структуры растительного покрова степей Казахстана в 1954—1966 гг. // Бот. журн. Т. 52. № 12. 1812—1823. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана // Геоботаническое картографирование 1967. Л.: Наука. С. 57—67. (Совместно с Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

**1968**. Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана // Геоботаническое картографирование 1968. Л.: Наука. С. 5—21. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Основные зональные типы степей Центрального Казахстана // Матер. межвуз. симп. «Изучение природы степей». Одесса, 1968. С. 83—84.

Смены степных сообществ на карбонатных разновидностях почв в Казахстане // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968. С. 78—80.

**1969**. Ареал и фитоценотическая характеристика *Artemisia gracilescens* Krasch. et Iljin. Экобиоморфа // Биокомплексные исследования Казахстана. Ч. 2. Л.: Наука. С. 133—153.

Ареал и фитоценотическая характеристика *Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey // Там же. С. 211.

Ареал и фитоценотическая характеристика *Stipa sareptana* A. Beck. // Там же. С. 65.

Ареал и фитоценотическая характеристика *Tanacetum achilleifolium* (M. B.) Sch. Bip. // Там же С. 200.

Геоботаническое районирование // Там же. С. 17—31. (Совместно с З. В. Карамышевой, Н. Г. Кириченко).

Граница между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане // Бот. журн. Т. 54. № 4. С. 513—527. (Совместно с З. В. Карамышевой, Е. М. Лавренко).

Жанааркинский пустынно-степной стационар: растительность и фитоценотическая характеристика стационарных участков и пунктов // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука. С. 160—195. (Совместно с И. Х. Блюменталем, Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

Карта растительности Жанааркинского пустынно-степного стационара // Там же. (Приложение). (Совместно с Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

Карта растительности Терсакканского сухостепного стационара // Там же. (Приложение). (Совместно с З. В. Карамышевой).

К вопросу о границе между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане // Проблемы освоения пустынь. № 4. С. 14—20. (Совместно с З. В. Карамышевой, Е. М. Лавренко).

Природные условия // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука. С. 43—52. (Совместно с С. А. Бедаревым, Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

Растительность полосы опустыненных полынно-ковыльных степей на светлокаштановых почвах // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука. С. 132—146. (Совместно с Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

Растительность южной полосы сухих ксерофитноразнотравно-типчаково-ковылковых степей на каштановых почвах // Там же. С. 52—69. (Совместно с Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

Симпозиум по изучению природы степей при Одесском гос. университете, 22—24 IV 1968 // Бот. журн. Т. 54. № 2. С. 311—315. (Совместно с И. В. Борисовой, М. Д. Скарлыгиной-Уфимцевой).

Сравнительная характеристика изученных видов растений степных сообществ // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 2. Л.: Наука. С. 252—286. (Совместно с Л. В. Арнольди, З. Г. Беспаловой, З. В. Карамышевой и др.).

Терсакканский сухостепной стационар: природные условия, растительность, фитоценотическая характеристика стационарных участков и пунктов // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука. С. 78—123. (Совместно с Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой).

Фитоценотическая характеристика *Atriplex cana* C. A. Mey. // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 2. Л.: Наука. С. 179.

Фитоценотическая характеристика *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. // Там же. С. 33.

**1971.** Интересные флористические находки на территории степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 56. № 4. С. 465—475. (Совместно с З. В. Карамышевой).

О некоторых интересных участках растительности в Центральном Казахстане, требующих заповедования // Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука. С. 170—175. (Совместно с З. В. Карамышевой).

**1973.** Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука. 278 с. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Карта растительности степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника как основа для ботанико-географического районирования // Геоботаническое картографирование 1973. Л.: Наука. С. 30—49. (Совместно с З. В. Карамышевой).

**1974.** Ботанико-географические находки в юго-восточной части МНР // Изв. ВГО. Т. 106. Вып. 2. С. 111—118. (Совместно с Е. А. Исаченко).

Использование классификаций растительности для целей ботанико-географического районирования (на примере зональной растительности Казахстанского мелкосопочника) // IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. док. Львов. С. 58.

**1975**. Карта растительности степной части Казахского мелкосопочника м-ба 1:1 500 000 на 2 листах. М.: ГУГК. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Путеводитель по выставке «Геоботаническое картографирование в СССР». Карты районирования. Л. 15 с. (Совместно с З. В. Карамышевой).

**1976**. Геоэлементы, географо- и эколого-фитоценотические типы тонковатополынно-типчаково-ковылкового, тонковатополынно-тырсикового и чернополынно-кокпекового сообществ // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Л.: Наука. С. 31—34, 111—113, 170—173, 216—219.

К вопросу о взаимосвязи почвенного и растительного покровов в южной части МНР // Структура и динамика основных экосистем МНР. Л.: Наука. С. 125—144. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым).

Место тонковатополынно-типчаково-ковылкового, тонковатополынно-тырсикового, чернополынно-кокпекового и чернополынного сообществ в естественной классификационной системе // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Л.: Наука. С. 89, 152, 199, 240.

Секционное заседание «Районирование и картографирование растительного покрова» // Геоботаническое картографирование 1976. Л.: Наука. С. 75—79. (Совместно с И. Н. Сафроновой).

**1977**. Крайнеаридные типы пустынь в Центральной Азии // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 99—109.

О зональном делении южной части МНР // Тр. Института ботаники АН МНР. Вып. 2. Улан-Батор. С. 46—74. (На монг. яз.).

О приуроченности *Allium polyrrhizum* Turcz. к почвенно-грунтовым условиям // Бот. журн. Т. 62. № 5. С. 684—690. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым).

Поясность растительного покрова в Гобийской части МНР // V Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Новосибирск. С. 12—15. (Совместно с Е. А. Волковой).

Растительность Заалтайской Гоби // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука. С. 46—74. (Совместно с Е. А. Волковой).

**1978**. К вопросу о факторах зональности в южной части МНР // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 18—29. (Совместно с И. А. Бересневой).

Растительность среднегорного массива Атас-Богдо-Ула в Заалтайской Гоби // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука. С. 30—34. (Совместно с Д. Банзрагчем, Е. А. Волковой).

**1979**. Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1: 1 500 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с Е. А. Волковой, Б. Дашнямом, З. В. Карамышевой и др.).

**1980**. Карта растительности Джунгарской Гоби // Геоботаническое картографирование 1980. Л.: Наука. С. 24—39. (Совместно с Е. А. Волковой).

Карта растительности МНР и пути ее практического использования // Биологические ресурсы МНР, их использование и охрана. Улан-Батор. С. 31—44. (Совместно с Б. Дашнямом и З. В. Карамышевой).

Комплексные стационарные исследования в Заалтайской Гоби // Проблемы освоения пустынь. № 2. С. 5—12. (Совместно с П. Д. Гуниным).

Пустынный стационар Эхийн-Гол // Путеводитель к выставке, посвященной 10-летию работы совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Улан-Батор.

**1983**. Ботанико-географические исследования пустынь МНР // Thesen Botaniiche Beiträge Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Haale. S. 111—114.

Жизненные формы растений // Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби. Пущино: Наука. С. 23—25. (Совместно с Ж. Санжидом).

Растительные сообщества // Там же. С. 39—50. (Совместно с И. Н. Федоровой).

Основные процессы и прогноз развития главных типов экосистем Заалтайской Гоби // Там же. С. 84—92. (Совместно с И. П. Айдаровым, П. Д. Гуниным, Ю. Г. Евстифеевым и др.).

Список флоры Заалтайской Гоби // Там же. С. 93—105. (Совместно с Ч. Санчиром).

Флора Заалтайской Гоби // Там же. С. 26—28. (Совместно с Ч. Санчиром).

Экосистемы территории Большого Гобийского заповедника и профиля стационара // Там же. С 74—83. (Совместно с П. Д. Гуниным, Ю. Г. Евстифеевым, И. Т. Федоровой).

**1984**. Ботанико-географические и картографические исследования в МНР // Междунар. совещ. «Исследование природных ресурсов МНР»: Тез. докл. Братислава. С. 34—35. (Совместно с Е. М. Лавренко, З. В. Карамышевой и др.).

Новые принципы картирования растительности пустынь Турана и гор Средней Азии // XII Междунар. картографическая конф. в Австралии (ноябрь 1983): Тез. докл. Т. 2. С. 805—806. (Совместно с Г. М. Ладыгиной, Н. П. Литвиновой и др.).

Оазисы Большого Гобийского заповедника. Характеристика, значение и проблемы охраны // Проблемы охраны генофонда и управление экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. М. С. 226—230. (Совместно с П. Д. Гуниным, Ю. Г. Евстифеевым, И. Т. Федоровой).

**1985**. Новые и редкие находки для флоры МНР // Изв. АН МНР. № 3. С. 49—57. (Совместно с Х. Буян-Оршихом, Ч. Санчиром). (На монг. яз.).

**1986**. Ботанико-географические исследования в МНР // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. М.: Наука. С 55—56. (Совместно с Е. А. Волковой, З. В. Карамышевой, Е. М. Лавренко).

География и типология пустынной растительности МНР // Там же. С. 100.

Карта кормовых угодий Заалтайской Гоби // Там же. С. 101. (Совместно с Х. Буян-Оршихом).

Классификация пустынной растительности // Пустыни Заалтайской Гоби. Природные условия, экосистемы и районирование. М.: Наука. С. 96—106.

Общие закономерности распределения растительности // Там же. С. 84—96. (Совместно с Е. А. Волковой, И. Т. Федоровой).

О распространении джунгарского типа пустынь на территории Казахстана // Экологические проблемы освоения пустынь и охрана природы: Тез. докл. Ашхабад. С. 41—43. (Совместно с С. С. Новиковой, М. С. Тасекеевым).

Основные типы экосистем // Пустыни Заалтайской Гоби. Природные условия, экосистемы и районирование. М.: Наука. С. 157—164. (Совместно с П. Д. Гуниным, Ю. Г. Евстифеевым).

Природное районирование // Там же. С. 170—195. (Совместно с К. Е. Бугаевым, Ю. Г. Евстифеевым).

Флора // Там же. С. 80—84.

**1987**. Карта растительности для Национального Атласа Монголии // Геоботаническое картографирование 1987. Л.: Наука. С. 5—26 (Совместно с Е. А. Волковой, З. В. Карамышевой, И. Ю. Сумериной).

Карта растительности пустынь Средней Азии и Казахстана // Картография в эпоху НТР: теория, методы, практика. Всесоюз. совещ. по картографии: Тез. докл. М. С. 280—282. (Совместно с И. Н. Сафроновой, В. Н. Храмцовым).

**1988**. Ботанико-географические и картографические исследования в Монгольской Народной Республике // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино: Наука. 1988. С. 137—159. (Совместно с У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом, Е. А. Волковой и др.).

Отражение структуры и динамики растительного покрова на карте пустынных территорий Казахстана и Средней Азии // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. Алма-Ата: Наука. С. 244—245. (Совместно с Н. М. Калиберновой, Н. И. Никольской и др.).

Структура растительного покрова пустынных регионов Восточного Казахстана // Там же. С. 224. (Совместно с С. С. Новиковой, М. С. Тасскеевым).

**1989**. Ботанические карты в Национальном Атласе Монгольской Народной Республики // Национальный Атлас Монгольской Народной Республики. Новосибирск. С. 90—98. (Совместно с У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом, Е. А. Волковой и др.).

Проект легенды мелкомасштабной карты растительности пустынь Средней Азии и Казахстана // Геоботаническое картографирование 1989. Л.: Наука. С. 3—39. (Совместно с Н. И. Акжигитовой, Н. М. Калиберновой и др.).

Растительность Гобийских пустынь МНР (география и классификация). Автореф. дис... д-ра биол. наук. Ташкент. 41 с.

**1990**. Ботаническая география пустынь Азии // Тез. докл. Междунар. совещ. «Экология и природопользование в Монголии». Улан-Батор. С. 13—15.

Комплексная оценка исторического ареала лошади Пржевальского // Там же. С. 87—89. (Совместно с Г. Амарсанаа, Н. В. Паклиной).

Проблемы экологии и принципы экологической оценки состояния природной среды и составления карты антропогенной нарушенности экосистем МНР // Там же. С. 3—6. (Совместно с П. Н. Гуниным, Е. А. Востоковой).

Современное состояние пустынных экосистем МНР // Там же. С. 29—31. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым, Г. Д. Якуниным).

Интерпретирующая картографическая модель экосистем МНР (принципы построения экологической основы) // Тез. междунар. совещ. «Методические вопросы оценки состояния природной среды МНР». Пущино. 1990. С. 118—120. (Совместно с П. Д. Гуниным, Г. С. Самойловой).

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1:3 000 000 // Национальный атлас МНР. Улан-Батор; М.: ГУГК. С. 72—73. (Совместно с У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом, Е. А. Волковой и др.).

К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 17—26. (Совместно с И. Н. Сафроновой, В. Н. Храмцовым).

Принципы оценки и картографирования антропогенных воздействий на пустынные экосистемы МНР // Тез. междунар. совещ. «Методические вопросы оценки состояния природной среды МНР». Пущино. 1990. С. 4—6. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым, Д. А. Тимофеевым).

Современное состояние и риск опустынивания растительного покрова Прибалхашья // Научно-технические проблемы освоения природных ресурсов и комплексного развития производительных сил Прибалхашья. Алма-Ата. С. 23—28. (Совместно с Л. Я. Курочкиной, Р. П. Плисак).

**1991**. Закономерности пространственной дифференциации пустынных экосистем // Проблемы освоения пустынь. № 3-4. С. 36—48. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым).

Методические рекомендации по оценке современного состояния пустынных экосистем МНР. Улан-Батор. 162 с. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым).

Об участии казахстанских ученых в работе совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции // Изв. АН КазССР. № 6. (Совместно с Н. П. Огарь).

Подходы к составлению экологических карт разных типов // Тез. докл. междунар. совещ. «Принципы и методы экологического картографирования». Пущино. 1991. С. 22—23. (Совместно с Н. П. Огарь, С. С. Новиковой).

Проблемы экологического картографирования региональных экосистем Центральной Азии // Там же. С. 23—24. (Совместно с Е. А. Востоковой, П. Д. Гуниным).

Принципы и методы картографирования современного состояния пустынных экосистем (на примере Гоби МНР) // Там же. С. 25—26. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым, Г. Н. Якуниным).

**1992**. Современное состояние пустынных экосистем // Экология и природопользование в Монголии. Пущино: Наука. С. 103—122. (Совместно с Ю. Г. Евстифеевым, Т. И. Казанцевой).

Экологическая оценка состояния природной среды и принципы составления карты антропогенной нарушенности экосистем Монголии // Там же. С. 11—25. (Совместно с Е. А. Востоковой, П. Д. Гуниным).

**1993**. Растительность гобийских пустынь Монголии. СПб.: Наука. 133 с.

Фитоэкологические исследования в Южной Гоби. Алма-Ата: Гылым. 162 с. (Совместно с И. О. Байтулиным, С. Баясгаланом).

Фитоэкологические исследования в пустынных экосистемах Внутренней Монголии (КНР) // Изв. НАН РК. Сер. Биол. № 3. С. 3—12. (Совместно с И. О. Байтулиным, Л. Е. Гусак).

**1995**. Закономерности распределения растительности // Экосистемы Монголии: распространение и современное состояние. М.: Наука. С. 95—102. (Совместно с Е. А. Волковой).

О пустынном типе растительности // Бот. журн. Т. 80. № 9. С. 53—58.

Пустынные экосистемы // Экосистемы Монголии: распространение и современное состояние. М.: Наука. С. 156—180. (Совместно с П. Д. Гуниным, Ю. Г. Евстифеевым).

Ecosystems of Mongolia. The map. 1:1 000 000 s. Moscow. (Group of authors, ed. by P. D. Gunin, E. A. Vostokova).

Natural regionalization as a base for creation of the system of protected areas // Intern. Conf. «Asian ecosystems and their protection». Ulaanbaatar. P. 96.

Phyto-ecological investigation in Alashan Gobi // Там же. P. 7. (Совместно с I. O. Baitulin, H. Bujan-Orshikh).

**1996**. Cartographical model as a basis for assessment of biological diversity, biological resources and organization of protected territories in Kazakhstan // Materials of International Conference on the sustainable use of biological resources. Budapest, 1996. (With B. Geld, N. P. Ogar).

**1997**. Биогеографический анализ распределения охраняемых территорий степной зоны Казахстана // Степи Евразии: Матер. междунар. симп. Оренбург. 1997. С. 39. (Совместно с Н. П. Огарь, С. Н. Ларионовым).

Изменение биоразнообразия степной растительности под воздействием эрозионных процессов // Там же. С. 33—34. (Совместно с Н. П. Огарь, В. В. Курепиным).

*© Е. А. Волкова, З. В. Карамышева, Н. П. Литвинова*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 X 1997

# ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

## ПАМЯТИ ТАТЬЯНЫ СЕРГЕЕВНЫ ГЕЙДЕМАН (1903—1995)[1]

S. S. IKONNIKOV. IN MEMORIAM: TATYANA SERGEEVNA GEIDEMAN (1903—1995)

Татьяна Сергеевна Гейдеман была видным ученым-ботаником, исследователем растительности и флоры Молдавии и Кавказа. Она более 10 лет (с 1969 г.) возглавляла Молдавское отделение Всесоюзного ботанического общества, была основателем и первым директором Ботанического сада в г. Кишиневе (1950 г.), членом-корреспондентом АН Молдавской ССР, профессором, доктором биологических наук. Всю свою жизнь Т. С. посвятила изучению флоры и растительности Молдавии и Кавказа.

Т. С. родилась 11 ноября 1903 г. в г. Тифлисе. В 1921 г. она поступила на сельскохозяйственный факультет Тифлисского политехнического института. С первых курсов увлеченно изучала ботанику. Т. С. входила в студенческий кружок, занимавшийся под руководством проф. А. А. Гроссгейма, участвовала в геоботанических экспедициях по обследованию лугов и пастбищ Азербайджана. А. А. Гроссгейм приучил своих студентов решать параллельно теоретические и практические задачи, что помогло Т. С. в дальнейшей работе.

В 1928 г. Т. С. участвовала в геоботаническом обследовании Муганской и Ширванской степей в Азербайджане, а затем (в геоботаническом отряде под руководством проф. Н. И. Кузнецова) — в изучении растительности южного и западного берегов оз. Севан в Армении.

Весной 1929 г. вместе с И. Н. Дорошко Т. С. обследовала Сальянские степи, а летом совместно с О. М. Зедельмейер — район оз. Севан и растительность Араздаянской степи в Армении. Эти экспедиции дали Т. С. хорошее знание флоры и растительности восточного и южного Закавказья и способствовали формированию ее как исследователя. А. А. Гроссгейм не случайно отмечал инициативность, упорство в работе, выдержку и трудолюбие своей ученицы.

Первая научная статья Гейдеман (1931) была посвящена особенностям растений Кавказа и называлась «Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений».

После окончания института Т. С. была принята в Наркомзем Азербайджана и продолжала обследование пастбищ. С 1932 по 1947 г. она была научным сотрудником, а затем и ученым секретарем Ботанического института АН АзССР. Помимо геоботанических исследований Т. С. вела большую работу по флористике и систематике растений. Так, она участвовала в составлении 1-го тома «Флоры Азербайджана» (сем. *Potamogetonaceae*; сем. *Gramineae* — роды *Poa*, *Anthoxanthum*) (Гейдеман, 1950). Ее гербарные коллекции хранятся главным образом в Гербарии Ботанического института АН Республики Азербайджан (г. Баку). В 1938 г. на базе материалов по растительности гор Закавказья Т. С. успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Нагорные ксерофиты южной части Малого Кавказа».

---

[1] Статья написана на основе автобиографических данных Т. С. Гейдеман, опубликованных С. Ю. Липшицем (1947), и с использованием фактов из ее жизни, опубликованных в работах К. Р. Витко, Л. П. Николаевой и Г. П. Симонова (1974) и К. Р. Витко и Л. П. Николаевой (1984).

В годы Великой Отечественной войны Т. С. изучала растительные ресурсы Азербайджана и вместе с другими авторами работала над справочником «Пищевые растения Азербайджана», который, по-видимому, остался в рукописи. В это же время она читает в Азербайджанском университете ряд курсов: экология, геоботаника, география растений. При этом Т. С. показывает себя прекрасным педагогом. В 1947 г. Т. С. приглашается на работу в Молдавию на должность старшего научного сотрудника, в 1950 г. назначается директором вновь создаваемого Ботанического сада, где она с успехом применила свои обширные ботанические знания и недюжинный организаторский талант. Т. С. организует экспедиции по изучению флоры и растительности республики и сама участвует во многих из них. Совместно с проф. В. Н. Андреевым она создает Центральный республиканский гербарий АН Молдавской ССР, в котором ныне находится более 250 тысяч гербарных листов, в том числе основные коллекции Т. С. Гейдеман по Молдавии.

Уже в 1954 г. Т. С. подводит первые итоги по изучению флоры Молдавии и публикует «Определитель растений Молдавской ССР» (Гейдеман, 1954). Эта работа послужила основой для двух последующих изданий «Определителя...» (Гейдеман, 1975, 1986), включивших в себя ряд дополнений и исправлений. Таксономическая часть работы была тщательно выверена редактором 2-го и 3-го изданий С. К. Черепановым, крупнейшим таксономистом-ботаником. Всего в работе учтено 2227 видов высших растений.

Другим вкладом в изучение растений Молдавии был коллективный труд «Полезные дикорастущие растения Молдавии» (1962), написанный под руководством Т. С. и при ее участии.

На основании многолетнего изучения растительности Т. С. разработала геоботаническое районирование Молдавии (Гейдеман, 1952, 1964).

Она публикует краткие итоги своих исследований растительности Молдавии (Гейдеман, 1967). В том же 1967 г. по совокупности опубликованных работ на тему «Растительный покров Молдавской ССР» Т. С. была присвоена ученая степень доктора биологических наук. Кроме того, научные интересы Т. С. были направлены на изучение лесов Молдавии. Она участвует в коллективной монографии «Типы леса и лесные ассоциации Молдавии» (1964). Это был начальный этап изучения лесов. Впоследствии Т. С. руководила детальным лесотипологическим картированием. При этом в наиболее интересных типах леса были организованы стационарные экологические наблюдения. В результате при ее руководстве и активном участии издан «Конспект флоры заповедника Кодры» (1980).

Большое внимание уделяла Т. С. охране растительного мира Молдавии — она является одним из основных авторов Красной книги Молдавии (Гейдеман, Николаева, 1978) и монографии «Редкие виды флоры Молдавии (биология, экология, география)» (1982).

В последний период жизни Т. С. много сил отдала редактированию и написанию (вместе с большим коллективом авторов) серии «Растительный мир Молдавии», в которой Т. С. была ответственным редактором всех 4 книг (Лесные..., 1986; Растения лесных..., 1986; Растения луговые..., 1988; Растения степей..., 1989). Всего Т. С. Гейдеман опубликовала более 150 научных работ.

За научные достижения Т. С. в 1967 г. было присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Молдавской ССР», а затем она была награждена медалью «За трудовое отличие». В 1970 г. она была избрана членом-корреспондентом АН Молдавской ССР.

Т. С. активно работала до 1990 г. включительно. У меня сохранились самые теплые воспоминания о беседах с Т. С. о некоторых молдавских растениях. Мне неоднократно приходилось присутствовать при таксономических консультациях Т. С. с Сергеем Кирилловичем Черепановым у него в кабинете в 70—80-х годах. Поражали в Т. С. трудолюбие и неостывающий энтузиазм исследователя. У меня на глазах происходило улучшение конструкции «Определителя растений Молдавии» во 2-м и 3-м изданиях. Новые для Молдавии находки растений тщательно проверялись

Т. С. на основе богатых материалов библиотеки и гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Т. С. скончалась 5 июля 1995 г. на 92-м году жизни и похоронена на городском кладбище г. Кишинева. Вечная память о Татьяне Сергеевне Гейдеман — крупном ботанике, много сделавшей для познания флоры и растительности Молдавии и Кавказа, заложившей основы для написания будущей «Флоры Молдовы», сохранится в сердцах ботаников России и Молдовы.

## СПИСОК РАБОТ Т. С. ГЕЙДЕМАН, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПОСЛЕ 1983 г.[2]

**1984.** Леса Молдавии: охрана и воспроизводство // «Коммунист Молдавии». № 12. С. 50—55. (Совместно с Т. Голенко, И. Маяцким, Л. Николаевой).

Обзор видов семейства крестоцветных (*Brassicaceae*) флоры Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 6. С. 24—27. (Совместно с А. Ф. Райлян).

Падуриле Молдовей: протекция ши репродукция лор // Комунистул Молдовой. № 12. П. 51—56. (Совместно с Т. Голенко, И. Маяцким, Л. Николаевой). (На молд. яз.).

**1985.** О содержании воды в листьях растений различных типов леса в кодрах Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 6. С. 31—38.

**1986.** Лесные растения (сосудистые). Кишинев: Штиинца. 296 с. (Совместно с К. Р. Витко, А. И. Истратий и др.) («Растительный мир Молдавии»).

Определитель высших растений Молдавской ССР. Изд. 3-е, перераб. и доп. Кишинев: Штиинца. 636 с.

Растения лесных опушек и полян. Кишинев: Штиинца. 343 с. (Совместно с К. Р. Витко, А. И. Истратий и др.) («Растительный мир Молдавии»).

Современное состояние и охрана флоры Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 3. С. 17—21. (Совместно с Л. П. Николаевой).

Сообщества из дуба ножкоцветкового (*Quercus pedunculiflora* C. Koch) в Молдавской ССР // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 6. С. 9—17. (Совместно с К. Р. Витко, Л. Н. Рябининой).

**1987.** Распространение и условия обитания видов рода чина (сочевичник) *Lathyrus* (*Fabaceae*) в Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 6. С. 7—16. (Совместно с Л. Н. Рябининой).

**1988.** Растения луговые, прибрежные, водные и солончаковые. Кишинев: Штиинца. 276 с. (Совместно с К. Р. Витко, А. И. Истратий и др.) («Растительный мир Молдавии»).

Состояние сообществ из дуба ножкоцветкового в Молдавской ССР // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата: Наука. С. 414—415. (Совместно с К. Р. Витко, Л. Н. Рябининой).

**1989.** Растений степей, известняковых склонов и сорные. Кишинев: Штиинца. 304 с. (Совместно с Т. Д. Изверской, Л. П. Николаевой и др.) («Растительный мир Молдавии»).

Растительные сообщества и лесные почвы буковой дубравы Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 3. С. 3—9. (Совместно с Л. Н. Рябининой).

Сезонная ритмика влаги в почве и растениях фитоценоза молдавской бучины // Ботанические исследования. Кишинев. Вып. 5. Флора и растительность. С. 74—92. (Совместно с Л. Н. Рябининой, Т. И. Лесиной).

---

[2] Список составлен К. Р. Витко. До 1984 г. см.: Липшиц, 1947; Витко и др., 1974; Витко, Николаева, 1984

Степная растительность Молдавской ССР // Седьмое Всесоюз. совещ. по классификации растений. Минск. С. 22—23. (Совместно с К. Р. Витко).

**1990.** К эколого-фитоценотической характеристике кизила *Cornus mas* L. (*Cornaceae*), произрастающего в кодрах Молдавии // Ботанические исследования. Кишинев. Вып. 7. Флора и геоботаника. С. 29—52. (Совместно с Л. Н. Рябининой).

О типах леса и лесных почвах северо-западной части Центрально-Молдавской возвышенности // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. № 2. С. 10—14. (Совместно с Л. Н. Рябининой).

Степные и бородачевые сообщества Молдавии // Ботанические исследования. Кишинев. Вып. 7. Флора и геоботаника. С. 53—57. (Совместно с К. Р. Витко).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Витко К. Р., Николаева Л. П.* Татьяна Сергеевна Гейдеман (к 80-летию со дня рождения и 55-летию научной и педагогической деятельности) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 7. С. 981—983.

*Витко К. Р., Николаева Л. П., Симонов Г. П.* Татьяна Сергеевна Гейдеман (к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной и педагогической деятельности) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1229—1233.

*Гейдеман Т. С.* Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений // Тр. по геобот. изучению пастбищ Азербайджана. Баку, 1931. Сер. С. Т. 4. С. 7—30.

*Гейдеман Т. С.* Сем. *Potamogetonaceae*; сем. *Gramineae*: роды *Anthoxanthum*, *Poa* // Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. 1. С. 86—97, 144—145, 248—264.

*Гейдеман Т. С.* Краткий очерк растительного покрова Молдавской ССР // Изв. Молд. ФАН СССР. 1952. № 4-5 (7-8). С. 3—37.

*Гейдеман Т. С.* Определитель растений Молдавской ССР. М.; Л., 1954. 467 с.

*Гейдеман Т. С.* О геоботаническом районировании Молдавской ССР. М.; Л., 1964. 467 с. (Проблемы современной ботаники. Т. 1).

*Гейдеман Т. С.* Основные итоги изучения растительности Молдавии // Изв. АН МССР. 1967. № 7. С. 57—63.

*Гейдеман Т. С.* Определитель высших растений Молдавской ССР. 2-е изд. Кишинев, 1975. 576 с.

*Гейдеман Т. С.* Определитель высших растений Молдавской ССР. 3-е изд. Кишинев, 1986. 636 с.

*Гейдеман Т. С., Николаева Л. П.* Красная книга Молдавской ССР: книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений Молдавской ССР. Кишинев, 1978. 118 с.

*Конспект* флоры заповедника «Кодры». Кишинев, 1980. 233 с.

*Лесные* растения (сосудистые). Кишинев, 1986. 296 с. (Растительный мир Молдавии).

*Липшиц С. Ю.* Гейдеман Татьяна Сергеевна // Русские ботаники: биографо-библиогр. словарь. М., 1947. Т. 2. С. 238—239.

*Полезные* дикорастущие растения Молдавии. Кишинев, 1962. 462 с.

*Растения* лесных опушек и полян. Кишинев, 1986. 343 с. (Растительный мир Молдавии).

*Растения* луговые, прибрежные, водные и солончаковые. Кишинев, 1988. 274 с. (Растительный мир Молдавии).

*Растения* степей, известняковых склонов, сорные. Кишинев, 1989. 304 с. (Растительный мир Молдавии).

*Редкие* виды флоры Молдавии (биология, экология, география). Кишинев, 1982. 104 с.

*Типы* леса и лесные ассоциации Молдавии. Кишинев, 1964. 268 с.

© *С. С. Иконников*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 VI 1997

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. VOL. 83. N 3) Page

**Meyer-Melikyan N. R., Afonin S. A., Gomankov A. V.** Ultrastructure of pollen grains in some *Pinopsida* from Perm sediments of Russian platform . . . . . . . . . . 1
**Kamelina O. P., Zhinkina N. A.** On the embryology of *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*). The ovule and seed . . . . . . . . . . 9
**Miroslavov E. A., Voznesenskaya E. V., Koteyeva N. K.** Comparative description of leaf anatomy of arctic and boreal plants. . . . . . . . . . . 21
**Pospelova E. B., Pospelov I. N.** The partial floras of the two adjacent landscapes of typical tundra subzone in the Central Taimyr: eco-topological differetiation . . . . . . . . . . 28
**Bibikova T. V.** Classification of aspen forests in North-West of Russia . . . . . . . . . . 48

COMMUNICATIONS. . . . . . . . . . 58

**Jackovschikova T. K., Strelnikova N. I.** New data on the morphology and systematic position of *Coscinodiscus anissimoviae* (*Bacillariophyta*). . . . . . . . . . . 58
**Sennikov A. N.** Nomenclatural combinations in the genus *Hieracium* (*Asteraceae*) invalidly published by A. Üksip. Invalid names. . . . . . . . . . . 61
**Luneva N. N., Chukhina I. G., Lebedeva E. G.** Collection of type specimens in the herbarium of N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (WIR). . . . . . . . . . . 74
**Starshova N. P., Barannikova N. N.** The sexual differentiation in the coenopopulations of *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*) as the component of the seed reproduction system 79
**Vekhoff N. V., Kuliev A. N.** Plants of water areas and shores of lakes in the sea-coast part of the arctic tundra subzone, the Novaya Zemlya Archipelago . . . . . . . . . . 90
**Sekretareva N. A.** The tundra zonal communities in the upper reaches of the Neizvestnaya river (Wrangel Island). . . . . . . . . . . 99
**Dudkin R. V.** On the flora and vegetation of the Lozovy (Chandalaz) range (Primorye region) 107
**Akatov V. V.** Species diversity of phytocoenoses and creation of natural preserves . . . . . . 112

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . . . . . . . . 123

**Nikitin V. V.** The system of the genus *Viola* (*Violaceae*) of Eastern European and Caucasian flora . . . . . . . . . . 123
**Knjasev M. S.** A new species of the genus *Androsace* (*Primulaceae*) from Bashkiria . . . . . 137

FLORISTIC FINDINGS . . . . . . . . . . 141

**Tcsubar E. A.** A record of *Matteuccia orientalis* (*Onocleaceae*) in Southern Primorye and the new species for the flora of the islands of the Far East marine reservation. . . . . . . 141

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES. . . . . . . . . . 144

**Volkova E. A., Karamysheva Z. V., Litvinova N. P.** Ekaterina Ivanovna Rachkovskaya (on the occasion of her 70th birthday) . . . . . . . . . . 144

OBITUARIES . . . . . . . . . . 154

**Ikonnikov S. S.** In memoriam: Tatyana Sergeevna Geideman (1903—1995) . . . . . . . . . . 154

# СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 3) Стр.

**Мейер-Меликян Н. Р., Афонин С. А., Гоманьков А. В.** Ультраструктура пыльцевых зерен некоторых хвойных из пермских отложений Русской платформы . . . . . . . . . 1

**Камелина О. П., Жинкина Н. А.** К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (*Campanulaceae*). Семяпочка и семя . . . . . . . . . . 9

**Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К.** Сравнительная характеристика анатомии листа растений арктической и бореальной зон . . . . . . . . . . 21

**Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н.** Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр Центрального Таймыра: эколого-топологическая дифференциация . . . . . . . . . . 28

**Бибикова Т. В.** Классификация осиновых лесов северо-запада России . . . . . . . . . . 48

СООБЩЕНИЯ . . . . . . . . . . 58

**Жаковщикова Т. К., Стрельникова Н. И.** Новые данные о морфологии и систематическом положении *Coscinodiscus anissimoviae* (*Bacillariophyta*) . . . . . . . . . . 58

**Сенников А. Н.** Номенклатурные комбинации в роде *Hieracium* (*Asteraceae*), недействительно обнародованные А. Я. Юксипом. Невалидизированные названия . . . . . . . 61

**Лунева Н. Н., Чухина И. Г., Лебедева Е. Г.** Типовой гербарий в гербарном фонде Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (WIR) . . . . . . . . . . 74

**Старшова Н. П., Баранникова Н. Н.** Половая дифференциация ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*) как составная часть системы семенного размножения 79

**Вехов Н. В., Кулиев А. Н.** Растения акваторий и береговой зоны озер в приморской полосе подзоны арктических тундр архипелага Новая Земля . . . . . . . . . . 90

**Секретарева Н. А.** Тундровые плакорные сообщества в верховьях реки Неизвестной (остров Врангеля) . . . . . . . . . . 99

**Дудкин Р. В.** О флоре и растительности хребта Лозовый (Чандалаз) в Приморском крае 107

**Акатов В. В.** Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов 112

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . . . . . . 123

**Никитин В. В.** Система рода *Viola* (*Violaceae*) флоры Восточной Европы и Кавказа . . 123

**Князев М. С.** Новый вид *Androsace* (*Primulaceae*) из Башкирии . . . . . . . . . . 137

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . . . . . . . . 141

**Чубарь Е. А.** Находка *Matteuccia orientalis* (*Onocleaceae*) в Южном Приморье и новые виды для флоры островов Дальневосточного морского заповедника . . . . . . . . . . 141

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . . . . . . . . 144

**Волкова Е. А., Карамышева З. В., Литвинова Н. П.** Екатерина Ивановна Рачковская (к 70-летию со дня рождения) . . . . . . . . . . 144

ПОТЕРИ НАУКИ . . . . . . . . . . 154

**Иконников С. С.** Памяти Татьяны Сергеевны Гейдеман (1903—1995) . . . . . . . . . . 154

**В целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстки журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работающие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0**

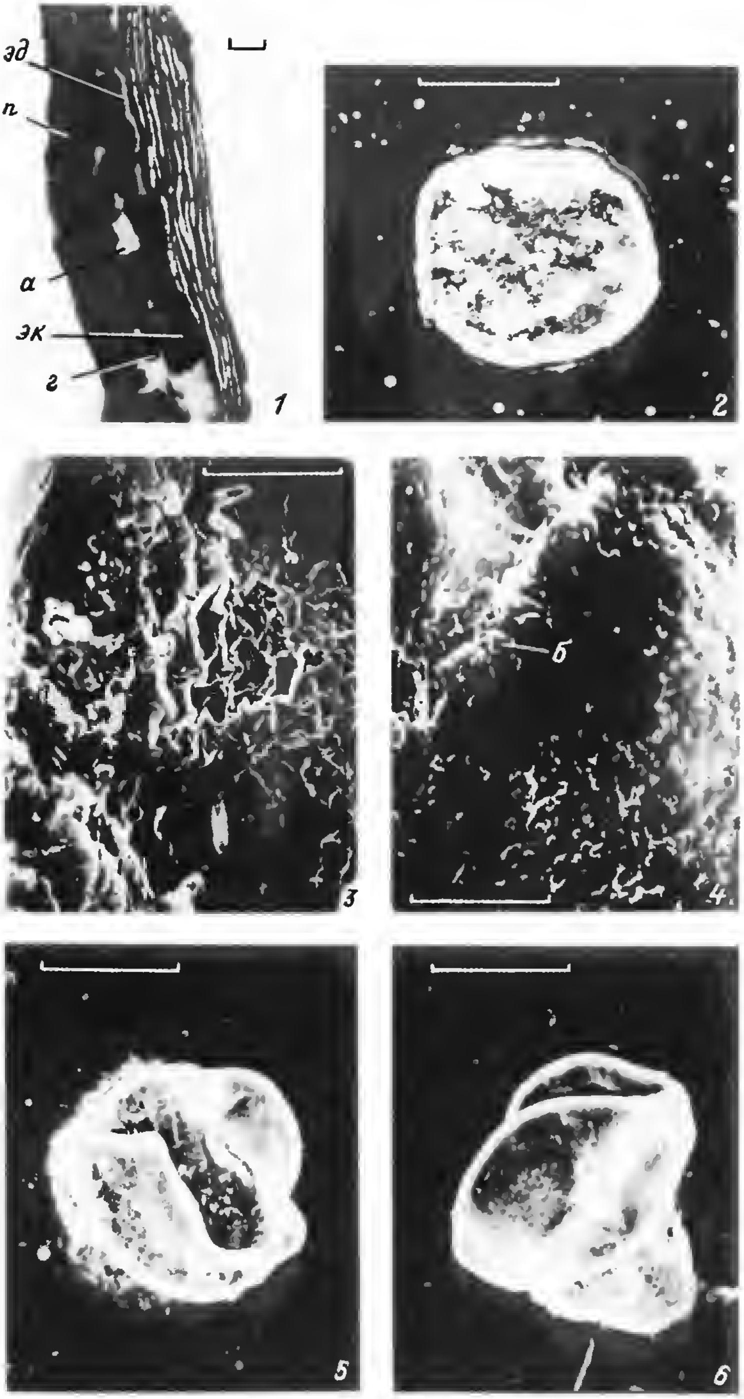


Таблица I. *Timanostrobus muravievii.*

*1* — ультратонкий срез спородермы в проксимальной части пыльцевого зерна, *2* — внешний вид пыльцевого зерна (проксимальная сторона), *3* — фрагмент поверхности борозды, *4* — фрагмент поверхности проксимальной стороны пыльцевого зерна, *5* — общий вид пыльцевого зерна с дистальной стороны, *6* — общий вид пыльцевого зерна сбоку; *а* — альвеола, *б* — бугорок, *г* — гранула, *п* — покров, *эд* — эндоэкзина, *эк* — эктэкзина. *1* — ТЭМ; *2—6* — СЭМ. Масштабные линейки: *1* — 1 мкм; *2, 5, 6* — 30 мкм; *3, 4* — 6 мкм.

*К с. 3*

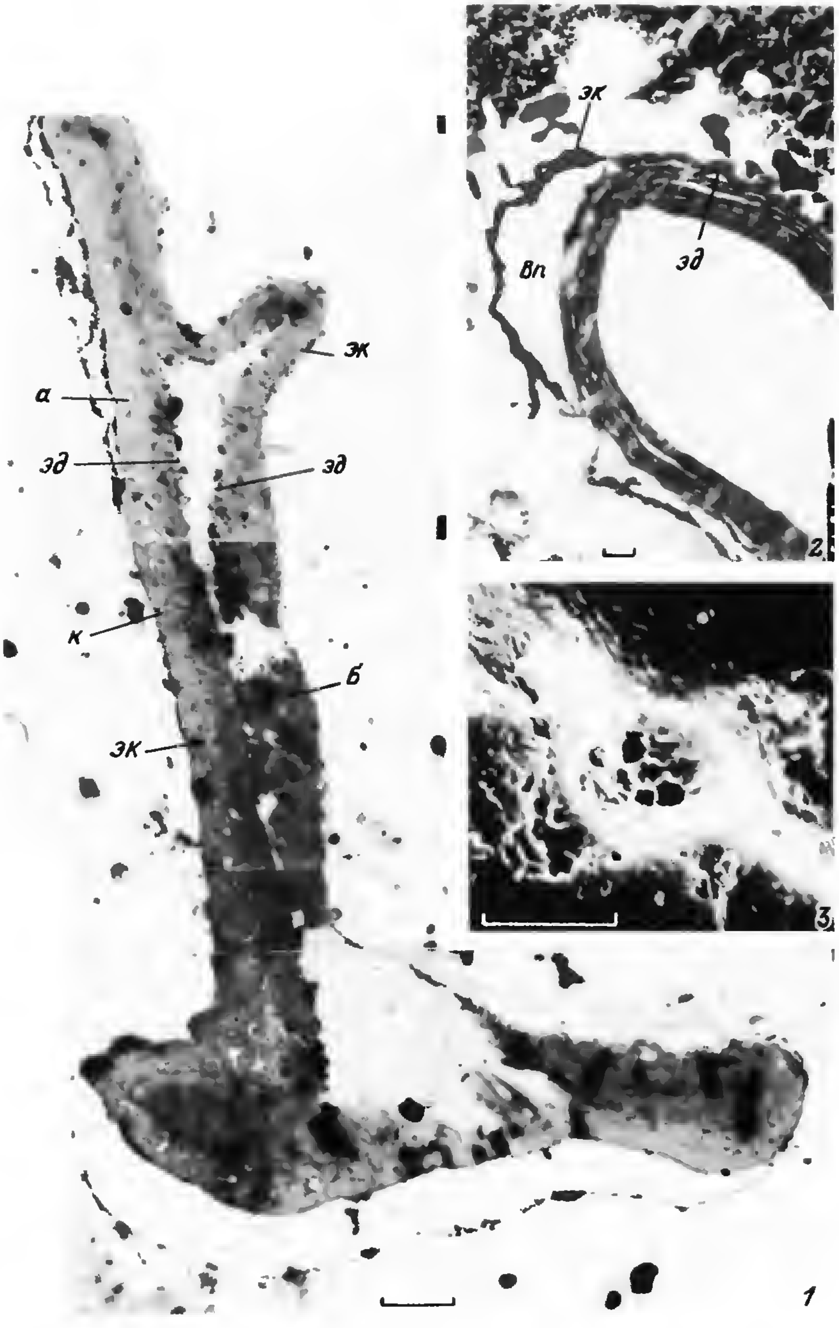


Таблица II.

*1* — ультратонкий срез пыльцевого зерна *Timanostrobus muravievii*, *2* — ультратонкий срез пыльцевого зерна *Kungurodendron sharovii* в области воздушной полости, *3* — фрагмент поверхности пыльцевого зерна *Timanostrobus muravievii* с разными типами структуры поверхности: ямчатой, сетчатой, бугорчатой. *вп* — воздушная полость; *к* — каналец. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. *1*, *2* — ТЭМ; *3* — СЭМ. Масштабные линейки: *1*, *2* — 1 мкм; *3* — 6 мкм.

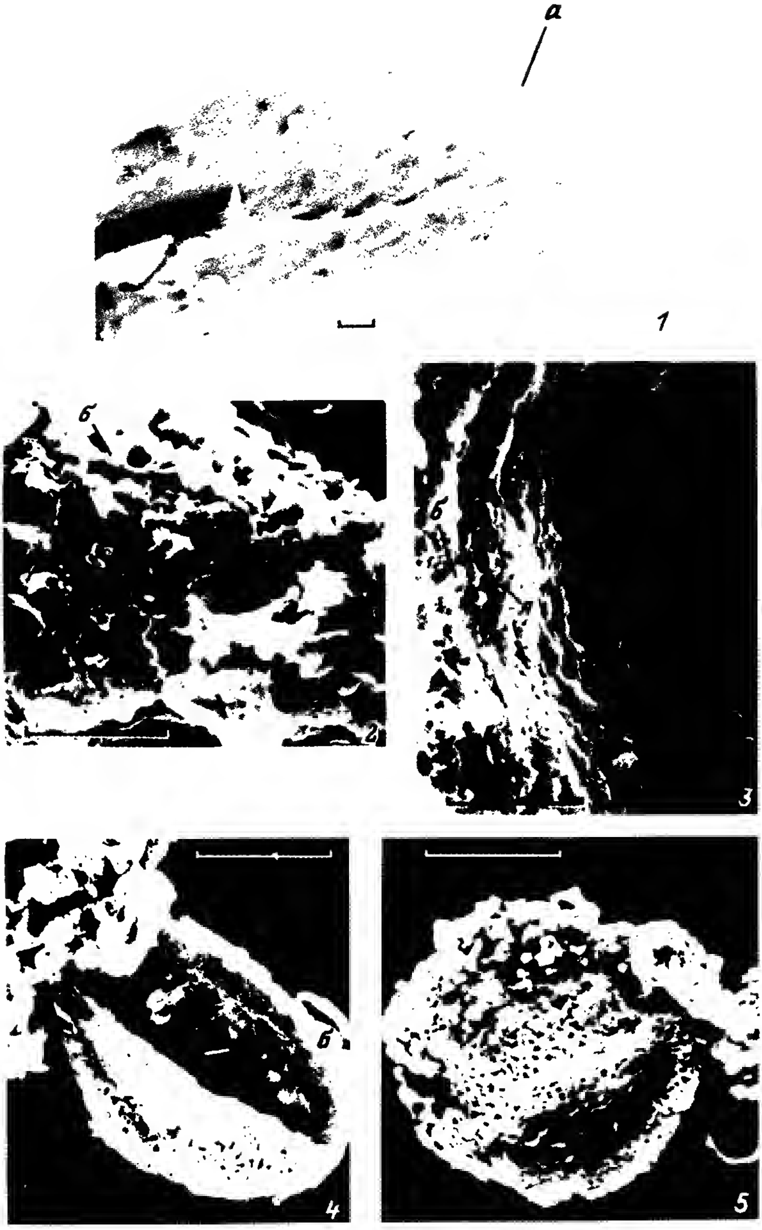


Таблица III. *Kungurodendron sharovii.*

*1* — ультратонкий срез пыльцевого зерна; *2* — фрагмент поверхности проксимальной стороны пыльцевого зерна, *3* — фрагмент поверхности борозды, *4* — общий вид пыльцевого зерна со стороны дистальной борозды, *5* — общий вид пыльцевого зерна с проксимальной стороны. *я* — ямка. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. *1* — ТЭМ; *2—5* — СЭМ. Масштабные линейки: *1* — 1 мкм; *2* — 4 мкм; *3* — 6 мкм; *4*, *5* — 20 мкм.

*К ст. Камелиной, с. 10*

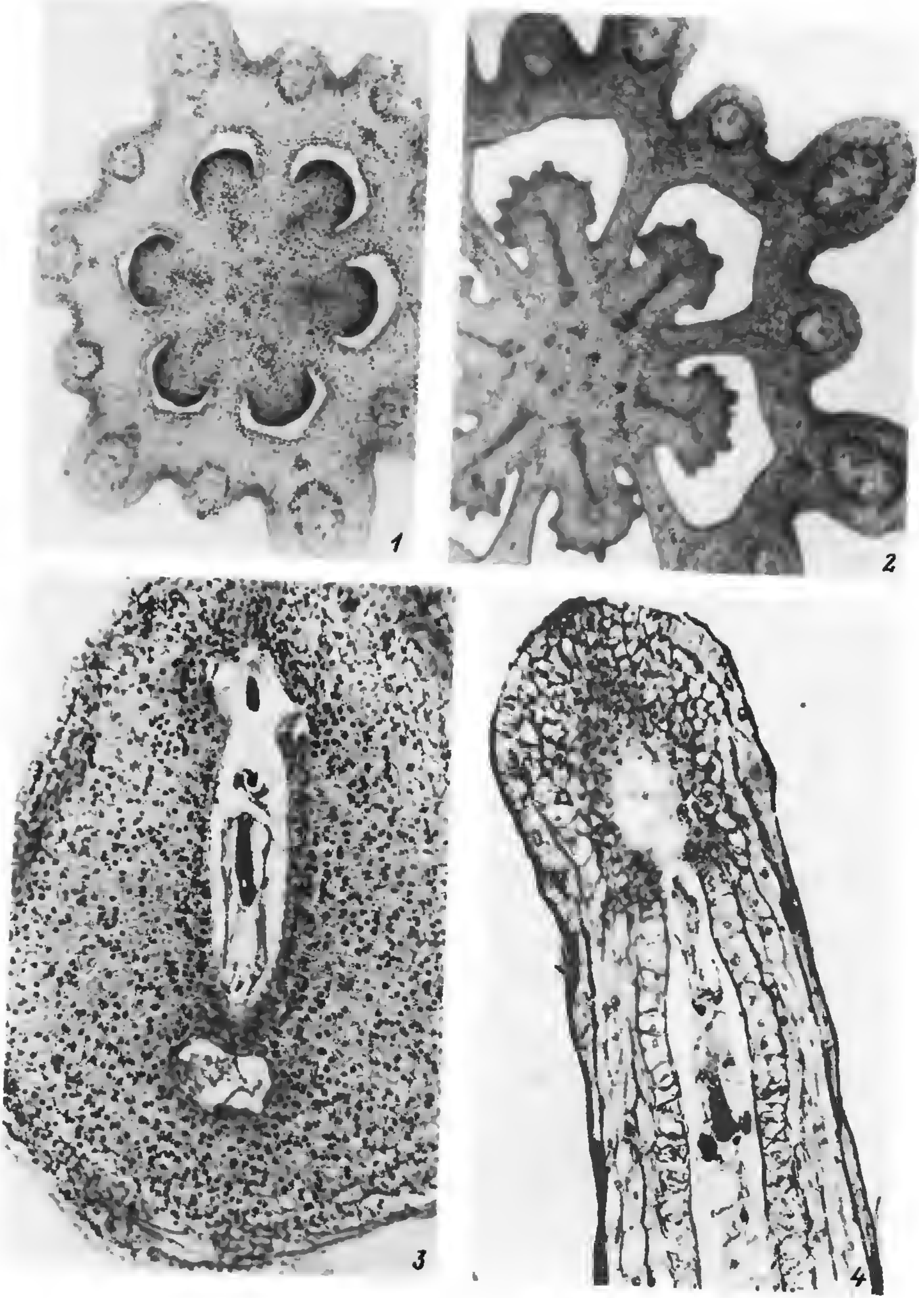
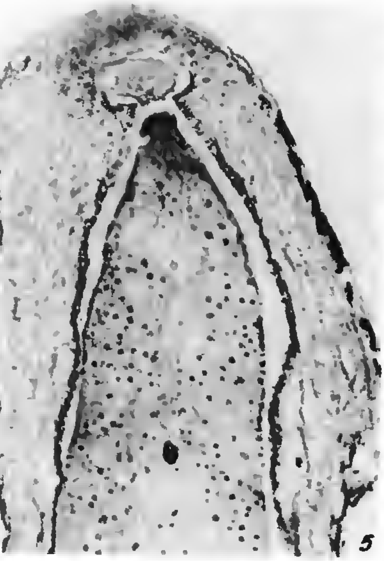
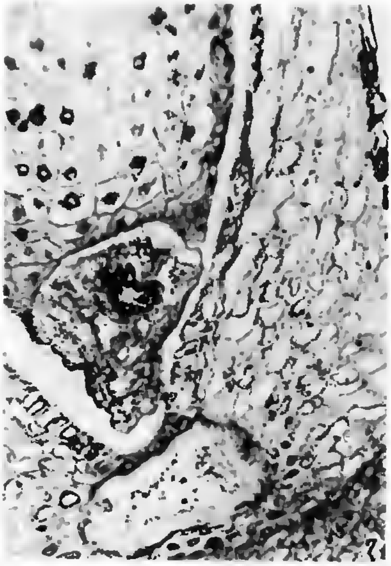
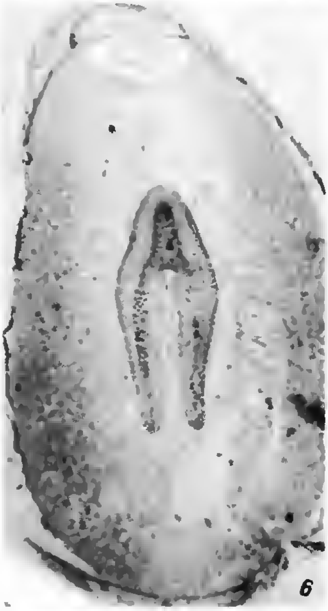


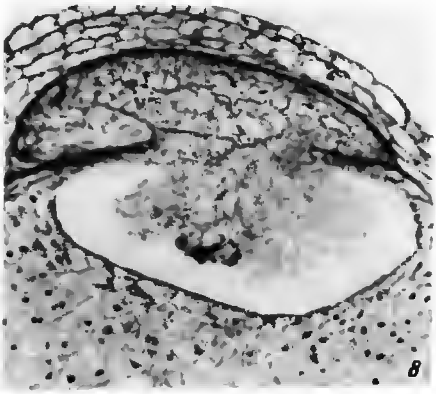
Таблица. Эмбриональные структуры *Ostrowskia magnifica.*

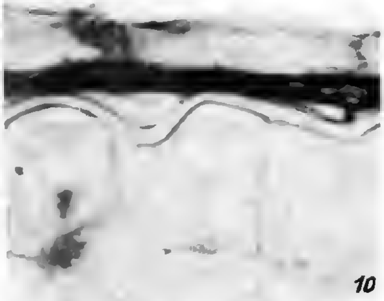
*1, 2* — поперечный срез завязи с угловой плацентацией на разных стадиях; *3* — семяпочка на стадии зиготы (дорсивентральный продольный срез); *4* — микропилярная часть семяпочки с 2-клеточным проэмбрио (билатеральный продольный срез); *5—8* — фрагменты развивающегося семени: с шаровидным зародышем (*5*), с зародышем на стадии торпеды (*6*); *7, 8* — эндосперм с халазальным (*7*) и микропилярным (*8*) гаусториями; *9, 10* — семенная кожура и прилегающие к ней клетки эндосперма в созревающем семени.


5


7


6


8


10

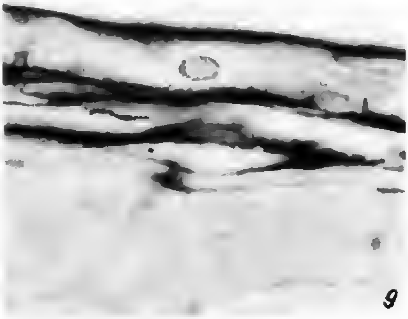

9

Таблица (*продолжение*)

*К ст. Мирославова, с. 22*

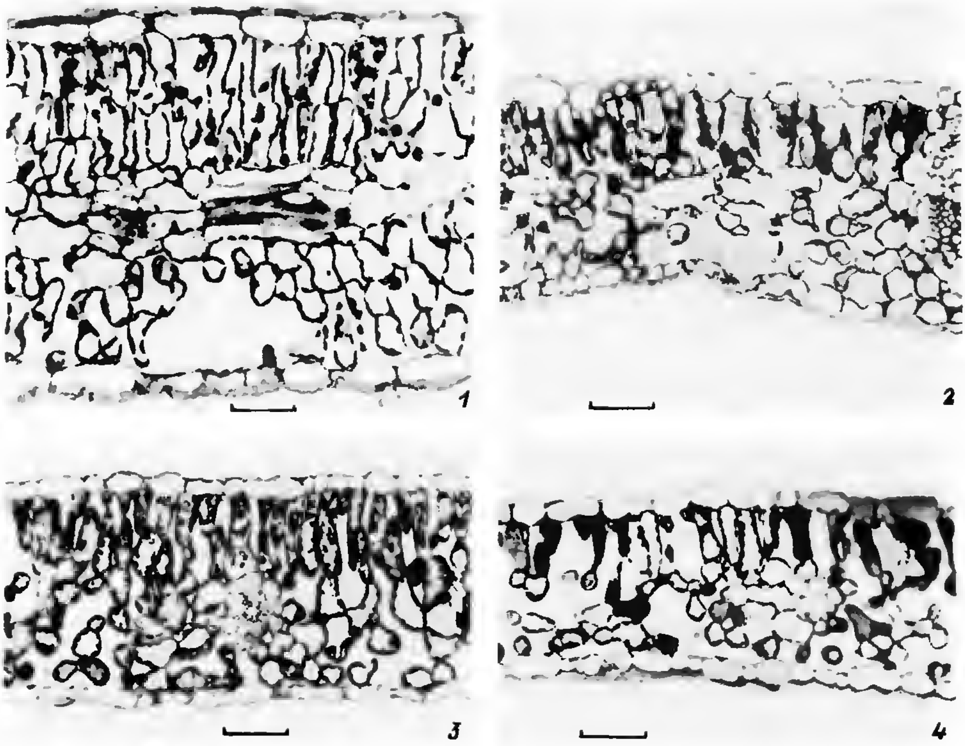


Таблица. Поперечные срезы листа растений, произрастающих на Кольском п-ове (*1*, *3*) и в Ленинградской обл. (*2*, *4*).

*1*, *2* — *Solidago virgaurea*; *3*, *4* — *Vaccinium myrtillus*. Масштабная линейка — 40 мкм.

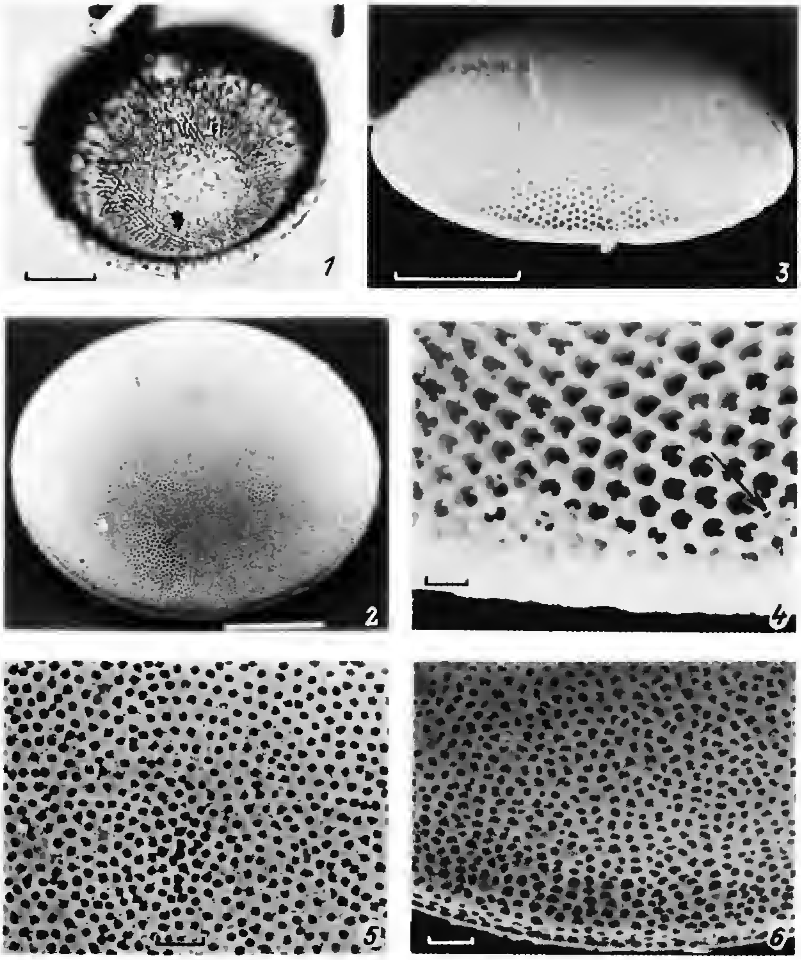


Таблица I. Наружная поверхность створки *Podosira anissimoviae*.

*1*, *2* — общий вид створки; *3* — створка с частично разрушенным велумом, видна двойная структура стенки створки; *4* — участок створки без велума: видны полости ареол и наружные отверстия двугубых выростов (стрелки); *5*, *6* — поверхность створки с наружным велумом (*5* — центр, *6* — край). *1* — Калининградская обл., скв. 2-я Пионерская (самбийская свита); *2—6* — Ульяновская обл., г. Сенгилей, гора Граное Ухо (камышинская свита). *1* — СМ, *2—6* — СЭМ. Масштабные линейки: *1—3* — 10 мкм; *4—6* — 1 мкм.

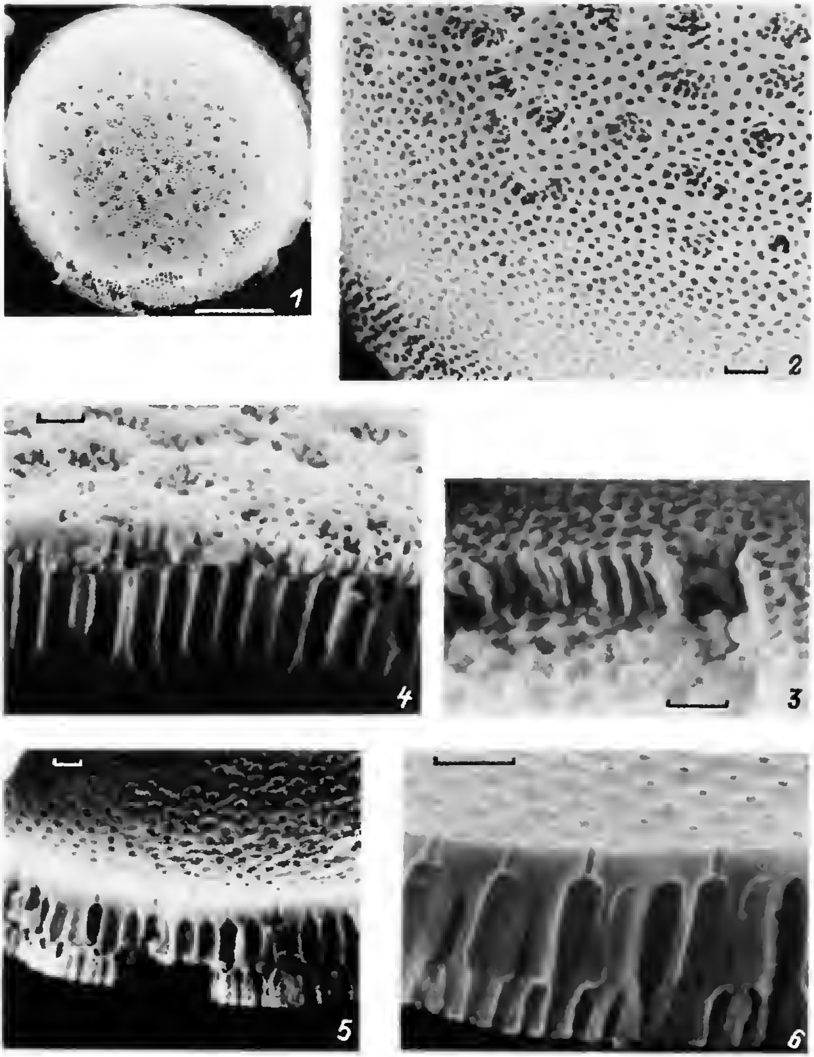


Таблица II. *Podosira anissimoviae* (СЭМ).

*1*, *2* — наружная поверхность створки; *3* — поверхность створки с частично разрушенным велумом; *4*—*6* — скол: видны полости ареол и толстый наружный велум; *1*—*6* — Ульяновская обл., г. Сенгилей, гора Граное Ухо (камышинская свита). Масштабные линейки: *1* — 10 мкм; *2*—*6* — 1 мкм.